МИНИСТЕРСТВО ПРОСВЕЩЕНИЯ РСФСР

УЛЬЯНОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ имени И. Н. УЛЬЯНОВА

Вопросы биологии семенного размножения

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ
ТОМ XXIII
ВЫПУСК 3

Ульяновск,
1968

МИНИСТЕРСТВО ПРОСВЕЩЕНИЯ РСФСР

УЛЬЯНОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ
ИНСТИТУТ имени И. Н. УЛЬЯНОВА

ВОПРОСЫ БИОЛОГИИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ
ТОМ XXIII
ВЫПУСК 3

Ульяновск,
1968

ОТ РЕДАКТОРА

Перед читателем второй выпуск «Вопросов биологии семенного размножения». Как и первый выпуск, опубликованный нами в 1965 году, настоящий сборник представляет собою труды конференции, посвященной названной проблеме. Содержание его составили доклады, заслушанные на второй конференции, проходившей в Ульяновском педагогическом институте в январе 1966 года.

Материалы сборника, как и в первом выпуске, сгруппированы по трем разделам: а) Биология и экология цветения и плодоношения, б) Физиология семян, в) Семенное размножение и возобновление.

Однако настоящий сборник существенно отличается от предыдущего как по числу участвующих в нем авторов и научно-учебных учреждений, так и по охвату круга вопросов проблемы семенного размножения. Во всех разделах публикуются не только результаты исследований по частным вопросам, но и доклады программного характера, намечающие перспективы дальнейшей разработки проблемы (статьи Н. Н. Благовещенской, Ю. А. Злобина, М. Г. Николаевой, К. Е. Овчарова, А. Н. Пономарева, С. С. Хохлова).

Раздел, посвященный биологии и экологии цветения, открывает статья А. Н. Пономарева, известного у нас в Союзе знатока этой проблемы. Автор очень интересно анализирует понятие экологии цветения и опыления, показывая, что оно не сводится лишь к переносу пыльцы и гораздо богаче, шире обычного понятия «экология цветка». Далее автор намечает пути изучения экологии опыления в ботанико-географическом аспекте: по зональным растительным формациям и высотным поясам на эдификаторах и основных жизненных формах этих группировок. Затрагивается вопрос о значении антэкологии для внутривидовой систематики.

Некоторой иллюстрацией к положениям, развиваемым А. Н. Пономаревым, служат сообщения В. А. Банниковой, П. П. Белковской, В. А. Верещагиной, А. О. Тарасова.

В работе М. П. Солнцевой привлекает внимание тот факт, что у ковылей, даже при самых благоприятных условиях цветения, известный процент цветков оказывается клейстогамным. Автор выдвигает интересную трактовку этого явления. Любопытно, что, по данным Тарасова и Худяковой, у овсяниц также чаще всего раскрывается лишь 70—80% цветков. Таким образом, наметилась необходимость пристального изучения соотношения перекрестного и самоопыления у разных видов, в частности—злаков.

Глубокое изучение семенного размножения энтомофилов возможно лишь в комплексе с энтомологами. Это положение очень интересно иллюстрируется в статье энтомолога Н. Н. Благовещенской. Автор показывает, что семенная продуктивность и качество семян растений-энтомофилов определяется не только наличием или количеством опылителей, но и характером их «работы» на цветках, в частности, отвлекаемостью при посещении цветков определенного вида.

Проблема апомиксиса представлена в сборнике статьей С. С. Хохлова—ведущего нашего специалиста в этой области. Публикуемая статья является лишь фрагментом его доклада, но и по ней можно судить, насколько перспективен для разработки проблемы апомиксиса прием, применяемый автором: «Наложение» различных форм апомиксиса на филему отдельных семейств, а в конечном итоге—подобный анализ и всех покрытосеменных.

Статья палинолога А. А. Чигуряевой на первый взгляд довольно далека от остальных статей первого раздела; но в действительности эта работа, содержащая огромный фактический материал автора, убеждает в том, что палинология должна включаться в разработку проблемы биологии и экологии цветения и опыления. Автор говорит о значении палинологических исследований для селекционной и семеноводческой практики. Необходимо еще добавить, что направление, развиваемое А. А. Чигуряевой,—изучение полиморфизма пыльцы—очень важно и для разработки проблем апомиксиса и гетерокарпии.

Можно сказать, что в нашем сборнике особенно повезло разделу «Физиология семян», не столько по количеству статей, сколько по принципиальной важности и уровню разработки поставленных в них вопросов. Я имею в виду статьи К. Е. Овчарова, А. В. Попцова, М. Г. Николаевой.

Содержание статьи К. Е. Овчарова, открывающей раздел, хорошо передано в ее заглавии—«Насущные вопросы физиологии семян». Автор дает краткий обзор современных исследований в области стимулирования прорастания семян и показывает необходимость глубокого проникновения во все биохимические и биофи-

зические процессы, протекающие в семенах в условиях различной предпосевной обработки. Последующие статьи сотрудников ИФР АН СССР служат экспериментальным дополнением к положениям К. Е. Овчарова.

Одним из центральных вопросов физиологии семян, уже давно привлекающим внимание многих и многих исследователей и практиков, является вопрос о покое семян. Ему посвящены обобщающие работы А. В. Попцова и М. Г. Николаевой.

Статья А. В. Попцова содержит глубокий физиологический анализ явления покоя семян. После обзора весьма обширной литературы вопроса, автор дает свое определение покоя, как относительного состояния семени. И далее вскрывается значение покоя и прорастания семян в онтогенезе растения.

Особый интерес представляет статья М. Г. Николаевой, в которой дается детально разработанная и экспериментально обоснованная классификация типов органического покоя семян. Оригинальность этой классификации заключается в том, что в основу ее положены не только причины, вызывающие покой, но и условия его нарушения.

Результаты экспериментальных исследований по индуцированному покою и преодолению трудного прорастания представлены в статьях А. В. Попцова и Т. Г. Буч.

У различных видов культурных и дикорастущих растений наблюдаются семена с недоразвитым зародышем. Это явление, крайне интересное теоретически и не менее важное практически, изучено еще недостаточно. Методам его изучения посвящена статья И. В. Грушвицкого, а в статье И. А. Ивановой приводятся результаты исследований многих видов семян с недоразвитым зародышем.

На конференции обсуждались также вопросы разноплодия (гетерокарпии), но в сборнике этот вопрос представлен лишь небольшой статьей В. П. Пискунова, т. к. основной доклад, посвященный гетерокарпии, опубликован в «Ботаническом журнале»[1].

Третий раздел сборника открывается статьей Ю. А. Злобина, которая, по существу, является программной. Автор прежде всего уточняет терминологию, касающуюся урожая семян древесных пород, называет методы его изучения, а затем детально анализирует те факторы (эндо- и экзогенные), которые определяют величину потенциального, фактического и грунтового урожая семян хвойных. В заключение статьи—важные практические рекомендации, с чего

---

[1] Р. Е. Левина. Аспекты изучения гетерокарпии (Ботан. журнал, 1967, т. 52, 1).

следует начинать искусственное лесовозобновление, чтобы оно было действительно эффективным.

Вслед за теоретической статьей А. Ю. Злобина публикуются фактические исследования семенной продуктивности и семенного возобновления некоторых хвойных на Урале (Б. И. Федорако, Б. И. Федорако и Е. В. Кучеров, А. С. Сахарова).

Статья Н. П. Крыловой, хотя и посвящена луговым ценозам, перекликается по содержанию со статьей Ю. А. Злобина.

Наконец, ряд докладов, представленных ботаническим садом Башкирского государственного университета, освещает опыт семенного размножения ряда декоративных и вводимых в культуру лекарственных растений.

Таким образом, второй выпуск «Вопросов биологии семенного размножения» содержит ряд работ большой теоретической значимости, освещающих перспективы дальнейшей разработки проблемы. А наряду с ними—сообщения о конкретных результатах исследований по экологии цветения, физиологии семян, семенной продуктивности, семенному размножению. Это дает основание надеяться, что настоящий сборник найдет своих читателей как среди ученых-ботаников и семеноведов, так и среди практических работников в области семеноводства, луговодства, лесоводства и зеленого строительства.

Р. Е. ЛЕВИНА

Ульяновский государственный
педагогический институт
имени И. Н. Ульянова

БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ И ПЛОДОНОШЕНИЯ

А. Н. ПОНОМАРЕВ

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ АНТЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

В последние годы мне и моим сотрудникам довелось заниматься антэкологическими исследованиями в таежной, степной и пустынной зонах. Подобные же исследования были проведены В. Ф. Шамуриным в тундре и З. Г. Беспаловой в подзоне опустыненных степей. Эти исследования должны были охарактеризовать антэкологию эдификаторов и важнейших компонентов соответствующих зональных растительных формаций. В связи с этими работами у меня возникли некоторые соображения о постановке и направлениях антэкологических исследований, которыми я и хочу здесь поделиться.

Необходимо прежде всего остановиться на терминологии. В литературе очень широко употребляются выражения «биология цветка», «биология цветения и опыления», «биология плодоношения» и т. д. Эти выражения довольно неопределенны, не очерчены строго и не отражают точно сути тех явлений, которые они должны обозначать. Поэтому уместно обсудить здесь терминологические вопросы, избрать более правильные термины и условиться относительно содержания обозначаемых ими понятий, по крайней мере применительно к процессам цветения и опыления растений.

Термин «биология цветка» (Blütenbiologie немецких авторов) получил всеобщее признание и широкое распространение во второй половине XIX века. Под биологией цветка единодушно понимают различные приспособления в цветке, преимущественно морфологического и физиологического характера, обеспечивающие

самоопыление или перекрестное опыление его ветром, водой, насекомыми, птицами, летучими мышами и т. д. Биология цветка в таком понимании в сущности сводится к морфологии его, рассматриваемой со стороны приспособительного значения тех или иных его структур и особенностей для осуществления опыления тем или иным способом. В том же смысле употребляется и выражение «биология цветения и опыления». Довольно очевидно, что оба эти термина равнозначны и имеют одинаковое экологическое содержание. Поэтому следовало бы отказаться от употребления старого термина «биология цветка», хотя он является приоритетным и очень привычным и заменить его более точным и правильным выражением «экология цветка». В иностранной ботанической литературе так и делается (Kugler, 1955). Следует заметить, что еще в 1904 году Робертсон (Robertson, 1904) предложил очень хороший термин «антэкология»; позднее им пользовался у нас Б. М. Козо-Полянский (1947а, б). Последний понимал под антэкологией не только собственно экологию цветка, но также и экологию цветения и опыления. Однако в своих работах он касался лишь экологии цветка, т. е. антэкологии в узком значении этого слова.

В других случаях, наоборот, антэкология определяется как экология цветения и опыления (Викторов, 1964). По нашему мнению, термин антэкология является очень удачным — точным по смыслу, удобным в пользовании благодаря лаконичности и емким по содержанию, поскольку он включает не только экологию цветка, но также и экологию цветения и опыления.

Содержание понятия «экология цветка» (или традиционной «биологии цветка») уже было сформулировано выше. Что касается экологии цветения, то мы относим сюда влияние света, длины дня, температуры, влажности воздуха и почвы, в частности засухи и т. д., на заложение и развитие цветочных почек, сезонный и суточный ход цветения, его интенсивность, длительность жизни цветка и его отдельных фаз.

Экология опыления нередко понимается, особенно в учебной ботанической литературе (например, Генкель и Кудряшов, 1950), просто как перенос пыльцы ветром, насекомыми и т. д. При таком подходе стирается грань между экологией цветка и экологией опыления, так как

и в том и в другом случае речь идет лишь об адаптациях цветка к тому или иному способу опыления. С этим нельзя согласиться. Такая трактовка экологии опыления является узкой и односторонней и очень обедняет содержание этого понятия.

Экология опыления должна выяснить сложные и весьма разнообразные связи между цветком и средой. Она должна вскрыть зависимость опыления не только от агентов, непосредственно осуществляющих его, но и от многих других экологических факторов, действующих косвенно. Последние, находясь в очень сложном взаимодействии, способствуют или препятствуют процессу опыления. Следует вспомнить известный пример, приведенный в свое время Дарвиным (1937), о связи между опылением красного клевера и количеством кошек. Подобных примеров можно привести множество. Далее необходимо выяснить соответствует ли экология цветка современным условиям обитания вида, или, наоборот, она находится в глубоком противоречии с ними. Иначе говоря, «срабатывают» ли имеющиеся в цветке адаптации структурного и физиологического характера или они оказываются бесполезными, действуют, так сказать, на холостом ходу. Исследованиями Хагерупа (Hagerup, 1951) было показано, что многие растения Фарерских островов, имеющие энтомофильную организацию цветков, тщетно взывают к насекомым об опылении, утратили энтомофилию и перешли к автогамии. Подавляющее большинство «верных» растений темнохвойной тайги, будучи, судя по экологии их цветка, типичнейшими энтомофилами, также утратили в условиях своеобразной фитосреды елового леса опыление насекомыми; оно заменено у них автогамией, гейтоногамией и клейстогамией. Приспособления к энтомофилии (окраска цветков, запах, выделение нектара, указатели нектара на лепестках и т. д.) сделались у них совершенно бесполезными, дисгармонируют с условиями темнохвойной тайги и являются наследием их анцестральных видов, обитавших, очевидно, в совершенно иной биоценотической обстановке.

Опыление анемофильных растений зависит от условий, определяющих дальность рассеивания и жизнеспособность пыльцы (массовость произрастания вида, ветер, температура, относительная влажность воздуха).

У таких типичнейших анемофилов как злаки, температура и, отчасти, свет (темнота) регулируют суточную ритмику цветения. Благодаря приуроченности цветения и опыления каждого вида злаков к определенному периоду суток достигается более высокое содержание пыльцы их в данный момент в приземном слое воздуха, что очень повышает шансы опыления. У послеполуденных злаков, цветущих в жестких ксеротермных условиях, цветение и опыление осуществляется стремительно, в мгновение ока, в форме одиночных или последовательных, но вполне обособленных взрывов или порций цветения. Эти одиночные или порционные взрывы цветения осуществляются у каждого вида в данной местности строго синхронно, так как они вызываются колебаниями температуры воздуха и цветка, обычно в сторону ее понижения. Благодаря такой стремительности цветения и опыления (немногие минуты) пыльца послеполуденных злаков ускользает от гибели вследствие высыхания. Суточная ритмика цветения и взрывчатое и порционное цветение — характернейшая особенность экологии анемофильного опыления злаков, выражающая их приспособление в этой сфере к условиям внешней среды.

Опыление энтомофильных растений также зависит от множества самых различных условий, а не только от наличия соответствующих насекомых-опылителей. Это хорошо можно показать на примере такого специализированного энтомофила, как посевная люцерна. Опыление у нее осуществляется, как известно, в основном одиночными пчелами, но в сильнейшей степени зависит от многих других косвенно действующих экологических факторов, слагающих среду их жизни—от погодных условий (температура, атмосферные осадки), причем не только в период цветения, но и в предшествующее время, от стаций гнездования и питания одиночных пчел, от наличия и обилия конкурирующих с люцерной других пыльценосных растений и т. д., т. е. от ландшафтной и биоценотической обстановки в целом (Пономарев, 1954).

Из сказанного следует, что отнюдь нельзя отождествлять экологию цветка и экологию опыления, как это часто делается, особенно в учебной ботанической литературе. Экология опыления—это особая и очень сложная проблема, изучение которой должно раскрыть пере-

плетение связей и зависимостей процессов опыления от разнообразного сочетания условий среды.

В дальнейшем пойдет речь лишь об экологии опыления.

Изучение ее целесообразно вести в ботанико-географическом аспекте в различных зонах и высотных поясах и в рамках соответствующих зональных растительных формаций, причем объектами таких исследований должны служить эдификаторы и представители ведущих жизненных форм соответствующей зоны. В этом направлении сделано мало, а между тем в СССР для постановки таких исследований имеются очень благоприятные возможности и от них можно ожидать интереснейших данных относительно антэкологического спектра растительных формаций разных зон. Под антэкологическим спектром мы подразумеваем количественное соотношение в растительном сообществе энтомофилов, анемофилов, автогамов, клейстогамов и т. д. Обязателен, конечно, биоценотический аспект антэкологических исследований. В этом случае речь идет не только о систематическом составе насекомых-опылителей, экологических связях пчелиных с определенными видами цветковых, поведении их на цветках, механизме опыления, постоянстве посещений, взаимной обусловленности в географическом распространении и стациальном распределении отдельных видов цветковых и опыляющих их насекомых. Это само собой разумеется. Было бы весьма желательно также изучить какую-либо растительную формацию, например, разнотравно-ковыльной или ковыльно-типчаковой степи в рамках конкретного сообщества со стороны состава, обилия и условий гнездования в нем одиночных пчел, их экологических связей с видами цветковых этого сообщества (фенология, питание), определить состав пыльцы в обножках и в хлебцах, собранных из гнезд.

При антэкологических исследованиях необходимо также учитывать дифференциацию вида на более мелкие таксоны—географические и экологические расы (экотипы), нередко отличающиеся и в кариологическом отношении (кариологические расы). В природной обстановке исследователю приходится иметь дело не с видом в целом, а лишь с какой-то его частью, представленной локальными конкретными популяциями, принадлежащими

к определенным экотипам. В рамках вида известно существование ранних и поздних форм, сезонных рас или «видов», например, у Euphrasia, некоторых злаков и т. д. Мы столкнулись также с фактами существенных различий в суточной ритмике цветения у отдельных видов злаков.

Резкое несовпадение в суточных сроках цветения было обнаружено нами у двух форм или экотипов типчака Festuca sulcata Hack. (Пономарев, 1959). Весьма вероятно, что эти асинхронно цветущие экотипы принадлежат, судя по работе О. А. Петровой (1965), к разным кариологическим расам этого вида — диплоидной и гексаплоидной ($2n = 14$ и $2n = 42$). Необходимы специальные цитогенетические исследования этих экотипов в связи с особенностями их антэкологии.

Несовпадение суточных ритмов цветения повлекло за собой биологическую изоляцию их, что способствовало их обособлению в качестве особых экотипов или даже мелких «видов».

Подобное же явление описал несколько позднее К. Ковач (Kovacs, 1961) у Festuca rubra L. По его словам, отдельные клоны или линии овсяницы красной цветут в разные сроки суток, причем, у рано цветущих цветки уже закрываются в то время, когда поздние формы еще только начинали цвести. Различия в суточной ритмике цветения известны также у Agrostis alba L. Phleum phleoides Simk. (Пономарев, 1964). В данном случае антэкологические исследования требуют подхода с позиций внутривидовой систематики и цитогенетики.

По-видимому, заслуживает изучения в генетическом плане вопрос о разных формах цветков и, в связи с этим, о разных половых формах растений: обоеполых (с обоеполыми цветками), гино-или андромоноэцичных (с женскими или тычиночными и обоеполыми цветками на одной особи), гино-или андродиэцичных (с женскими или тычиночными и обоеполыми цветками на разных особях) и т. д. Так, например, у Salvia stepposa Schost. имеются обоеполые особи с крупными обоеполыми цветками, гиномоноэцичные особи с крупными обоеполыми и мелкими женскими цветками и женские особи только с женскими цветками. У гинодиэцичного синяка обыкновенного (Echium vulgare L.) имеются обоеполые особи с крупными обоеполыми цветками и очень немногочисленные жен-

ские особи, которым свойственны только очень мелкие цветки с рудиментарными тычинками. Применительно к упомянутым и другим подобным случаям прежде всего возникает вопрос о том, являются ли эти формы наследственно обусловленными или же появление их, в том или ином количественном соотношении, зависит от условий среды, и имеет ли и какое именно приспособительное значение эта дифференциация вида на популяции с разными половыми формами цветков.

Здесь были затронуты лишь немногие аспекты антэкологических исследований, привлекающие сейчас наше внимание. Мы вполне сознаем, что есть и другие весьма важные, интересные и плодотворные подходы к данной проблеме.

ЛИТЕРАТУРА

Викторов Д. П. 1964. Краткий словарь ботанических терминов. «Наука», М.—Л.

Генкель П. А. и Л. В. Кудряшов. 1950. Ботаника.

Дарвин Ч. 1937. Происхождение видов.

Козо-Полянский Б. М. 1947а. Ботан. журн., 30, 1.

Козо-Полянский Б. М. 1947 б. Природа, 1.

Петрова О. П. 1965. Ботан. журн., 50,7.

Пономарев А. Н. 1954. В кн.: Докл. на совещ. по стац. геобот. иссл. Изд. АН СССР.

Пономарев А. Н. 1959. Докл. АН СССР, 127, 3.

Пономарев А. Н. 1964. Уч. зап. Пермск. гос. унив. 114.

Hagerup O. 1951. Dan. Biol. Medd., 18, 15.

Kovacs K. 1961. Jubil. Tudom. konfer. Maggur tudomanas Akademia. Budapest.

Kugler H. 1955. Einführung in die Blütenökologie.

Robertson Ch. 1904. Bot. Gaz., 37, 4.

Пермский государственный
университет им. А. М. Горького

В. А. БАННИКОВА

ЦВЕТЕНИЕ И ОПЫЛЕНИЕ РЖИ

Литературных данных по экологии цветения озимой ржи известно немного. Обермайер (Obermayer, 1916) констатировал, что цветение ржи имеет вид толчков, во время которых внезапно и одновременно раскрывается большое количество цветков. Такое внезапно начинающееся и быстро протекающее цветение Обермайер назвал узловым моментом цветения (einen Blühknotenpunkt). Последних у ржи в течение суток бывает несколько. По наблюдениям К. В. Морару (1952, 1953, 1955, 1956), цветение ржи характеризуется периодичностью, проявляющейся в последовательно наступающих друг за другом вспышках цветения. Они вызываются быстрыми, но незначительными колебаниями температуры (0,2—0,5°С). У степных послеполуденных злаков цветение такого рода наблюдали А. Н. Пономарев и Т. П. Турбачева (1962). Оно было названо А. Н. Пономаревым взрывчатым и порционным цветением.

Очень немногочисленны литературные сведения о жизнеспособности пыльцы ржи. Длительность ее жизни составила, по наблюдениям Пфундта (Pfundt, 1910), 12 часов, по Лихте (Lichte, 1957)—2 часа, по А. И. Кульбий (1959а, б) — только 30 минут. Однако в опытах Н. В. Рудницкого и К. А. Глухих (1941) пыльца, хранившаяся в стеклянных стаканчиках на открытом воздухе, утратила способность к прорастанию на искусственной среде через 1 сутки.

Мы проводили наблюдения за цветением озимой ржи сорта Вятка в Кунгурском учебно-опытном хозяйстве (Пермская область) с 4 по 21 июня 1962 г. В этот период стояла умеренно-теплая погода.

Цветение озимой ржи происходило между 7—8 и 13—15 час. Оно начиналось при температуре 12—14°С и относительной влажности воздуха 55—87%. Рожь цвела

только в теплую и ясную погоду. В отличие от цветения других утренних злаков, у которых оно нарастает постепенно, цветение озимой ржи носило характер отдельных взрывов, следующих друг за другом через 0,5—2 часа. Взрывы цветения вызывались небольшими колебаниями температуры. Обычно это происходило в тот момент, когда солнце скрывалось или, наоборот, показывалось из-за облаков. Вскоре, спустя 1—2 минуты, на отдельных колосьях в посеве раскрывались единичные цветки. Через 2—7 минут после появления первых открытых цветков происходило быстрое и массовое раскрывание цветков у большинства растений. Тотчас же начиналось пыление, продолжавшееся 8—10 минут. У ржи в течение суток происходило обычно от 3 до 5 последовательных порций цветения. Продолжительность их колебалась от 10 до 15 минут. В каждый отдельный взрыв цвели как те же самые, так и новые колосья. В промежутках между взрывами раскрывания цветков не происходило (рис. 1).

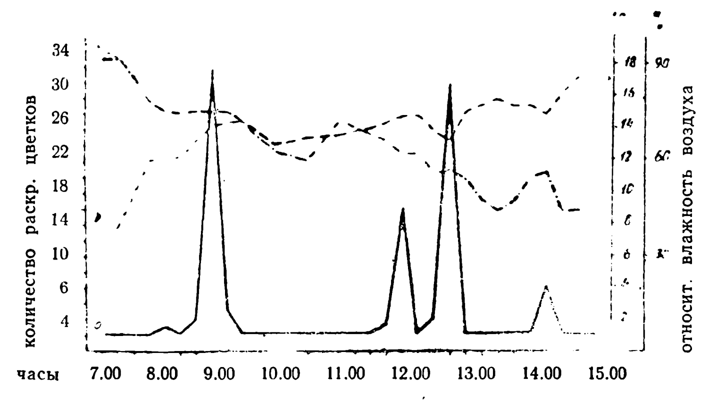


Рис. 1. Порционное цветение ржи 12 июня 1962 года. Условные обозначения: а—раскрывание цветков, б—температура, в—относительная влажность воздуха.

Мы поставили также своей задачей изучить влияние сроков хранения в полевых условиях на жизнеспособность пыльцы озимой ржи (сорт Вятка). Наблюдения проводились с 20 июня по 5 июля 1963 г. В этот период стояла жаркая сухая погода.

Жизнеспособность пыльцы ржи определялась методом проращивания. В качестве искусственной среды использовался 25%-ный раствор сахарозы с 0,75% агара.

Поскольку у ржи в течение суток наблюдается несколько взрывов цветения, сбор и проращивание свежей пыльцы производились 2—3 раза в день. Пыльца ранних порций цветения была окрашена в бледно-желтый цвет и прорастала хуже, чем более поздних. Например, 30 июня прорастание свежей пыльцы ржи, собранной в 6 час. 20 мин., 8 час. 10 мин. и 11 час., было равно соответственно 15,2%, 17,2% и 34,3%. 1 июля процент прорастания пыльцы, принесенной с поля в 6 час. 20 мин., не превышал 16,4, тогда как пыльца, взятая в 9 час. 20 мин. и 11 час. 20 мин., проросла соответственно на 24% и 30,4%.

В разные дни прорастание свежей пыльцы озимой ржи колебалось от 11 до 50%. В среднем за 16 дней она проросла на 24,6%. Средняя длина пыльцевых трубок была равна 174μ, максимальная — 378μ.

В полевых условиях пыльца озимой ржи хранилась в тени и на прямом солнечном свету в открытых чашках Петри. Продолжительность жизни пыльцы ржи в тени колебалась в довольно широких пределах в зависимости от погоды. В жаркие засушливые дни; когда температура в 13—15 час. достигала 26—32° С, а относительная влажность воздуха снижалась до 26—37%, сроки жизни пыльцы ограничивались 2—6 часами. В теплые дни (при температуре 19—26° с повышенной влажностью воздуха 60—91%) пыльца озимой ржи оставалась живой в тени на протяжении 24—28 час.

В ранние утренние часы, когда относительная влажность воздуха была высокой (68—91%), а температура— пониженной (14—23°), пыльца ржи в условиях солнечного освещения сохраняла способность к прорастанию в течение 2 час. 45 мин. В предполуденные часы, когда становилось жарко и сухо (температура 27—28°, относительная влажность воздуха 34—48%), она погибала на прямом солнечном свету уже через 15 минут.

Пыльца, хранившаяся 2 часа в тени и 15—30 минут в условиях солнечного освещения в ранние утренние часы, прорастала в 1,5—4,6 раза обильнее, чем свежая пыльца. Например, 25 июня прорастание свежей пыльцы было равно 12%, а через 2 часа хранения в тени — 52,4%, 4 июля — соответственно 23,8% и 58,3%. 26 июня свежая пыльца проросла на 10,7%, а пыльца, находившаяся в условиях солнечного освещения 30 минут,—на 50% и т. д. По-видимому, свежая пыльца озимой ржи является не

вполне зрелой. Об этом же, в сущности, свидетельствует и тот факт, что свежая пыльца ранних порций цветения прорастала хуже, чем более поздних.

ЛИТЕРАТУРА

Кульбий А. И. 1959 а. Селекция и семеноводство, 2.

Кульбий А. И. 1959 б. Бюлл. Всес. селекц.-генет. инст., 5—6.

Морару К. В. 1952. Тезисы докл. на VII научн. конф. Кишиневск. сельскохоз. инст., секц. 4.

Морару К. В. 1953. Тезисы докл. на научн. конф. 1953 г. Кишиневск. сельскохоз. инст.

Морару К. В. 1955. Труды Кишиневск. сельскохоз. инст., 3.

Морару К. В. 1956. Труды Кишиневск. сельскохоз. инст., Опытн. станция полеводства, 8.

Пономарев А. Н. и Турбачева Т. П. 1962. ДАН СССР, 146, 6.

Рудницкий Н. В. и Глухих К. А. 1941, Яровизация, 2 (35).

Lichte H. F. 1957. Angewandte Botanik, Bd. 31, H 1/2.

Obermayer E. 1916. Zeitschr. F. Pflanzenzüchtung, Bd. 4.

Pfundt M. 1910. Jahrb. Wiss. Botanik, Bd. 47.

Пермский государственный
университет им. А. М. Горького

Т. П. БЕЛКОВСКАЯ

ЦВЕТЕНИЕ И ОПЫЛЕНИЕ РАЗНЫХ ВИДОВ ПШЕНИЦ

Пшеница считается самоопыляющейся культурой, так как пыльники в ее цветках вскрываются раньше, чем раскроется цветок. Вследствие этого часть пыльцы неизбежно попадает на собственное рыльце и опыляет его. Только после этого происходит окончательное раскрывание цветка, свешивание пыльников и рассеивание оставшейся в них пыльцы. Этот факт был отмечен всеми, кто занимался изучением цветения этой культуры (Новацкий, 1889; Житкова, 1914; Leighty and Sando, 1924; Бабаджанян, 1955; Носатовский, 1950; Горин, 1955; Абрамова, 1964 и др.).

Хотя сведения по цветению и опылению пшениц очень многочисленны, почти все они касаются только двух наиболее распространенных видов Triticum durum — твердой и Triticum vulgare — мягкой. Наша работа имеет целью изучить с этой точки зрения все видовое разнообразие пшениц (включая и дикие) и сравнить их друг с другом. Объектами исследований в течение двух полевых сезонов 1964 и 1965 гг. были 10 видов пшениц (табл. 1). Летом 1966 года к этим видам добавляется еще пять. Следует сказать, что твердые пшеницы в нашей коллекции представлены пятью сортами, мягкие — 21 сортом. В таблице же в качестве примера приводится лишь по одному сорту каждого вида. Исследования проводятся во Всесоюзном научно-исследовательском институте зернового хозяйства, Шортанды, Целиноградской области.

Основная задача исследований состоит в том, чтобы выяснить, каковы возможности осуществления перекрестного опыления у разных видов пшениц. Сравнение видов производится одновременно по нескольким признакам: по степени хазмогамного цветения, по ритму цветения в

течение суток, по продолжительности раскрытого состояния цветков и углу раздвигания цветковых чешуй, по морфологической структуре цветков и количеству пыльцы в пыльниках, по фертильности пыльцы и др. В данной статье комментируются результаты двух лет наблюдений (1964 и 1965) по первым четырем признакам.

Полевые сезоны 1964 и 1965 годов резко различались по погодным условиям. Лето 1964 года можно охарактеризовать как умеренно влажное, лето 1965 года — как резко засушливое. Несмотря на разницу в погодных условиях, некоторые виды характеризовались устойчивым, не зависящим от условий сезона, типом цветения. В частности, виды Tr. monococcum и Tr. timopheevi в том и другом году цвели преимущественно хазмогамно. При этом, подавляющее большинство цветков цвело с выдвижением всех трех тычинок, т. е. вполне открыто (табл. 1). Вид Tr. sphaerococcum характеризовался устойчивым клейстогамным цветением. Высокий процент клейстогамного цветения как в 1964, так и в 1965 гг. отмечался также у Tr. compactum. Остальные виды (Tr. dicoccum, Tr. turgidum, Tr. persicum, Tr. spelta) в засушливом 1965 году цвели клейстогамно, в благоприятном 1964 — хазмогамно. Они являются, таким образом, настоящими экологическими клейстогамами. К экологическим клейстогамам относятся также большинство сортов твердой и мягкой пшеницы. Взятые в качестве примера сорта Акмолинка-1 (Tr. vulgare) и Акмолинка-5 (Tr. durum), хотя и характеризовались высоким процентом хазмогамного цветения как в 1964, так и в 1965 гг., однако последнее не было равноценным в эти годы. В благоприятных условиях лета 1964 года они цвели вполне открыто с выдвижением всех трех тычинок, в условиях засухи большинство цветков у них процвело полуоткрыто с выдвижением одной-двух тычинок (таблица 1).

Хотя хазмогамный характер цветения свойственен многим видам и сортам пшениц, виды Triticum monococcum и Tr. timopheevi резко выделяются среди них по многим признакам.

1. Динамика цветения в течение суток

Цветение всех сортов мягкой и твердой пшениц, исследованных в этом отношении, а также двузернянки проис-

Таблица 1

Характер цветения разных видов пшениц

№ п/п	Вид	Год	Открытое цветение в %			Закрытое цветение в %
			с выдвиганием		Всего	
			3-х тчн.	1-2 тчн.		
1	2	3	4	5	6	7
1.	Triticum monococcum L.	1964	88.0	10.1	98.1	1.9
	Культурная однозернянка	1965	78.3	13.0	91,3	8,7
2.	Triticum dicoccum Shrank.	1964	85.5	10.0	95.5	4.5
	Полба	1965	17.4	43.0	60.4	39,6
3.	Triticum timopheevi Zhuk.	1964	73.0	0.0	73.0	27.0
	Пшеница Тимофеева	1965	83.2	16.8	100,0	0.0
4.	Triticum turgidum L.	1964	18.7	79.5	98.2	1.8
	Пшеница английская	1965	4.3	17.1	21.4	78,6
5.	Triticum durum Desf.	1964	75.2	17.8	93.0	7.0
	Пшеница твердая (Акмолинка-5)	1965	13.8	56.5	70,3	29.7
6.	Triticum persicum Vav.	1964	67.9	11.1	79.0	21.0
	Пшеница закавказская	1965	14.3	33.5	47.8	52,2

7. Triticum spelta L. Пшеница спельта	1964	22.6	61.2	83.8	16.2
	1965	0.0	6.6	6.6	93.4
8. Triticum sphaerococcum Pers. Индийская круглозерная	1964	2.0	18.0	20.0	80.0
	1965	0.0	8.1	8.1	91.9
9. Triticum compactum Host. Пшеница карликовая	1964	3.8	53.2	57.0	43.0
	1965	1.9	30.9	32.8	67.2
10. Tr. vulgare Host Пшеница мягкая (Акмолинка-1)	1964	79.8	16.3	96.1	3.9
	1965	46.3	43.0	89.3	10.7

ходит в течение всего дня с 5—6 до 21—22 часов. У них ясно выражены две волны цветения: первая — в утренние и предполуденные часы (с 6 до 12) и вторая — в послеполуденные и вечерние (с 14 до 20). Цветение носит растянутый характер: каждый час раскрывается небольшое количество цветков.

Цветение Tr. monococcum и Tr. timopheevi строго приурочено к утренним и предполуденным часам. Оно очень быстротечно и стремительно. Tr. monococcum цветет обычно с 6 до 8—9 часов утра, Tr. timopheevi с 10 до 12—13 часов. У Tr. monococcum цветение носит постепенно нарастающий характер. При наступлении оптимальных условий наблюдается обычно массовое и одновременное раскрывание цветков на всей делянке, при этом в каждом колосе раскрывается от 5 до 8 цветков. До и после этого раскрывается незначительное количество цветков. У Tr. timopheevi наблюдается несколько таких подъемов (порций) цветения на протяжении 3—4 часов. В отличие от настоящего порционного цветения (Пономарев, 1953, 1960 б, 1966), для которого характерно одновременное раскрывание большого количества цветков в течение очень короткого промежутка времени (2—5 минут), у Tr. timopheevi каждая «порция» цветения длится 15—30 минут, на протяжении которой происходит бурное и стремительное раскрывание все новых и новых цветков.

2. Раскрывание отдельного цветка

У твердых и мягких пшениц и двузернянки продолжительность раскрытого состояния цветков в среднем составляет 20—30 минут, а щель, на которую раздвигаются цветковые чешуи,—1,5—2,5 мм. У Tr. monococcum цветковые чешуи раздвигаются на 3—4 мм, а цветки остаются открытыми в течение 2-х, иногда 2,5 часов; у Tr. timopheevi щель еще больше (4—5 мм), но продолжительность раскрытого состояния несколько меньше — 30—40 минут.

3. Вес и размеры пыльников

Как было показано еще Дарвиным (1876), перекрестноопылители продуцируют больше пыльцы, чем само-

опылители. У клейстогамов происходит уменьшение размеров пыльников и редукция части пыльцевых зерен. Женский половой аппарат при этом остается без изменений. Исходя из этого, мы попытались сравнить виды и сорта, различающиеся по характеру цветения, по степени развитости пыльников. С этой целью производились промеры и взвешивания пыльников и пестиков и подсчет продуцируемой пыльцы в цветках разных видов. Попытка сравнить вес и размеры пыльников ничего не дала, т. к. они целиком зависят от размеров самих цветков. Последние же очень варьируют у разных видов. Поэтому сравнение проводилось по соотношению веса пыльников к весу пестиков (причем, последний принимался за единицу) и по пыльцевой продукции цветков. Особенный интерес представляет сравнение видов, резко различающихся по характеру цветения, например, Tr. monococcum, являющегося строгим хазмогамом, и Tr. sphaerococcum — строгим клейстогамом. Оказалось, что в цветках Tr. monococcum вес тычинок в 18,7 раза превосходит вес пестика, у Tr. sphaerococcum — в два раза. Зрелый пыльник Tr. monococcum содержит значительно больше пыльцы (более 4000 пыльцевых зерен), нежели пыльник Tr. sphaerococcum (2300). О размерах пыльников и пыльцевых зерен у этих видов можно судить по данным таблицы 2.

Таблица 2

Вид	Размеры пыльников			Размеры пыльцевых зерен в μ
	длина в мм	ширина в мм	площадь в мм	
Tr. monococcum	4,35	0,487,	2,12	38,5±0,32
Tr. sphaerococcum	3,9	0,66	2,57	43,6+0,20

Изложенные факты создают впечатление, что вид Tr. monococcum является типичным перекрестником. Однако, просмотр большого количества цветков показал, что к моменту их полного раскрывания на рыльце уже имеется пыльца, а пыльники вскрыты небольшой щелью на верхушке. Из сказанного можно сделать следующие выводы:

1. У всех исследованных видов пшениц самоопыление предшествует возможному перекрестному опылению.

2. У видов Tr. monococcum и Tr. timopheevi возможности осуществления перекрестного опыления выше, чем у остальных: подавляющее большинство цветков цветет открыто, цветение строго приурочено к определенным часам суток, продолжительность раскрытого состояния и щель, на которую расходятся цветковые чешуи, значительно больше, чем у остальных видов.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова З. В. 1964. Цветение, оплодотворение и формирование зерновки пшеницы в зависимости от сорта и условий произрастания. Докт. дисс. Лнгр-Пушкин.

Бабаджанян Г. А. 1955. Цветение, опыление и оплодотворение пшеницы, Из-во АН Арм. ССР.

Горин А. П. 1955. Изв. ТСХА, 2.

Дарвин Ч. 1876. Соч., т. 6, Изд. АН СССР, М.—Л., 1950

Житкова Т. 1914. Журн. опытной агрономии, т. XV, 3.

Новацкий А. 1889. Руководство к возделыванию важнейших хлебных злаков.

Носатовский А. И. 1950. Пшеница. Сельхозгиз. М.

Пономарев А. Н. и Букина А. И. 1953. ДАН СССР, 91, 5.

Пономарев А. Н. 1960. Научн. докл. Высшей шк. Биол. науки, 1.

Пономарев А. Н. 1964. Уч. зап. Пермск. гос. ун-та, т. 114.

Пономарев А. Н. 1966. Бот. журнал, т. 51, 1.

Leighty C. E. and Sando W. I. Journal of Agricultural Research, vol 27, № 5.

Пермский государственный
университет им. А. М. Горького

В. А. ВЕРЕЩАГИНА

АНТЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ ТЕМНОХВОЙНОЙ ТАЙГИ

Темнохвойная тайга—очень древняя и архаичная растительная формация, обладающая своеобразной внутренней фитосредой. Фитосреда тайги наложила глубокий отпечаток на биологию и экологию ее верных растений, в том числе на экологию их цветения и опыления. Мы сделали попытку охарактеризовать цветение и опыление растений—спутников тайги в зависимости от фитосреды последней; адаптации к этой среде и противоречия их с ней.

Согласно А. Н. Пономареву (1960), изучение цветения и опыления растений должно носить эколого-географический и фитоценотический характер; такие исследования должны быть локализованы в тех или иных фитоценозах, что особенно важно, если среда фитоценоза специфична, как, например, в еловом лесу. Наша работа по антэкологии таежных растений выполнена в порядке реализации этой программы.

В качестве объектов исследования были избраны[1]: мятлик дубравный, перловник поникший, ожика волосистая, майник двулистный, вороний глаз четырехлистный, калипсо клубневая, воронец краснолодный, княжик сибирский, кислица обыкновенная, двулепестник альпийский, грушанка круглолистная, грушанка малая, грушанка средняя, одноцветка крупноцветная, рамишия однобокая, подъельник обыкновенный, брусника, черника, седмичник европейский, вероника лекарственная, линнея северная.

---

[1] Названия растений по «флоре» Маевского, 1964.

Подавляющее большинство изученных растений по экологии цветка должны быть отнесены к энтомофилам. Об энтомофильной организации цветков свидетельствует целый ряд особенностей: размер венчика, компактные соцветия, окраска венчика, указатели нектара и нектарные пятна на лепестках, наличие нектара, запах. Крупными заметными одиночными цветками (1 см и более в поперечнике) обладают кислица, седмичник, княжик сибирский, калипсо, вороний глаз. У растений с мелкими цветками последние собраны в компактные соцветия (майник, цирция). И те, и другие характеризуются при этом окраской лепестков, хорошо заметной для насекомых. Эффект привлечения у ряда растений усиливается сочетанием соответствующей окраски лепестков и соцветий, образованных крупными цветками (грушанки, подъельник). Окраска венчика разнообразна: белая (майник, седминчик, воронец), бело-розовая (кислица, линнея), розовая (черника), лиловая (калипсо), но преобладает белая и бело-розовая. Как известно, цветки с такой окраской должны восприниматься зрением насекомых. К средствам привлечения насекомых относятся также запах и нектар. Тонко и нежно пахнущие цветки имеют калипсо, грушанка одноцветковая, грушанка круглолистная, майник, линнея. Кислица, цирцея, брусника, воронец, линнея, вероника лекарственная характеризуются наличием следов нектара; черника по содержанию нектара относится к медоносам (Глухов, 1955). К медоносам можно отнести, по нашему мнению, рамишию и подъельник, в одном цветке которого содержится 96—99 мг нектара.

Таким образом, цветки таежных растений имеют хорошо выраженные признаки энтомофильной организации. Тем не менее, энтомофилия у них утрачена, что было вызвано, по-видимому, условиями фитосреды, неблагоприятными для опылителей. Соответствующие наблюдения подтверждают высказывания В. Н. Сукачева (1934) и. А. П. Шенникова (1964).

Среди насекомых, посещающих цветки таежных растений, крайне мало подлинных опылителей. Большую часть наблюдаемых в цветках насекомых составляют жуки, не являющиеся специализированными опылителями. Подлинные опылители—шмели—были отмечены на чернике, а весьма немногочисленные сирфиды (из дву-

крылых)—на кислице и воронце. Многие виды растений вообще не посещаются насекомыми, в том числе и богатый нектаром подъельник. Следовательно, опыление таежных растений нельзя связывать с деятельностью насекомых. В этом кроется глубочайшее противоречие между энтомофильной организацией цветка и биоценотическими условиями, исключающими успешную деятельность насекомых под пологом тайги. Цветки этих растений тщетно «взывают» к насекомым об опылении.

Для темнохвойной тайги в высшей степени характерно почти полное отсутствие анемофилов. Сюда можно отнести лишь мятлик боровой, перловник поникший, ожику волосистую. Однако из-за спорадичности произрастания и затишья под пологом тайги перекрестное опыление у них заменено переопылением цветков одного соцветия.

Утрата насекомоопыления и отчасти ветроопыления повлекла за собой развитие специальных структур в цветке или других адаптаций, обеспечивающих самоопыление; эти приспособления носят различный характер и выражены в разной степени. У таежных растений мы встречаемся с самоопылением во всех его проявлениях клейстогамия (кислица, мятлик боровой), автогамия (вороний глаз, княжик, цирцея, грушанки, подъельник, черника, брусника, седмичник, вероника лекарственная, линнея), гейтоногамия (перловник, ожика, майник, воронец красноплодный, рамишия).

Самоопылению способствует отсутствие дихогамии. Автогамия обеспечивается особым расположением рыльца и пыльников. У подъельника пыльники приложены непосредственно к воспринимающей поверхности рыльца (контактная автогамия); у грушанок, черники, брусники высыпающаяся пыльца неизбежно попадает на клейкое рыльце того же цветка. У линнеи автогамия осуществляется к концу цветения при изменении положения цветка. У цирцеи, майника, седмичника самоопыление происходит при удерживании рыльцем пыльника в распускающемся цветке.

Обращает на себя внимание круглосуточное распускание цветков большинства изученных видов. Отсутствие опылителей, выровненность температуры под пологом тайги исключают приспособленность растений к специфическим условиям опыления (время лёта опреде-

ленных насекомых, особый режим температуры и влажности воздуха). Утренний тип распускания цветков зарегистрирован у кислицы, линнеи, цирцеи — видов, у которых черты энтомофильной организации цветка выражены наиболее ясно. Очевидно, приуроченность распускания цветков к определенным часам—еще одно свидетельство имевшейся некогда энтомофилии.

Эффективность опыления (завязывание плодов) у различных видов колеблется в широких пределах и зависит от того, насколько приспособлен цветок к самоопылению. Самой высокой автофертильностью обладают те виды, где автогамия обеспечивается специальными приспособлениями. При контактной автогамии у подъельника и грушанки малой происходит стопроцентное завязывание плодов. Высоким плодоношением (60—90%) характеризуются грушанки, линнея, вороний глаз, воронец, ожика волосистая, где самоопыление также гарантировано. У растений, цветки которых не имеют достаточно надежных приспособлений к самоопылению, успех последнего определяется случайностью, завязываются плоды лишь у 12—26% цветков (майник, седмичник).

Таким образом, энтомофильная организация цветка у таежных растений есть явление, дисгармонирующее с современными условиями их обитания. Подлинная энтомофилия у них утрачена, по-видимому, вследствие высокой затененности и влажности под пологом тайги.

ЛИТЕРАТУРА

Глухов М. М. 1955. Медоносные растения.

Пономарев А. Н. 1960. Полевая геоботаника, 2.

Сукачев В. Н. 1934. Дендрология с основами лесной геоботаники.

Шенников А. П. 1964. Введение в геоботанику.

Пермский государственный
университет им. А. М. Горького

М. П. СОЛНЦЕВА

ОСОБЕННОСТИ ЦВЕТЕНИЯ И ЭМБРИОЛОГИИ КОВЫЛЕЙ

В процессе эволюции, как известно, организм вырабатывает средства защиты от неблагоприятных влияний среды. «Эволюция, по выражению И. И. Шмальгаузена (1946), шла в общем под знаком освобождения развивающегося организма из-под власти случайных явлений во внешней среде» (стр. 11).

Защитные реакции организма так же, как реакции, использующие благоприятные воздействия среды, могут выражаться, как известно, в виде легко обратимых физиологических процессов, а также в виде более стабильных формообразовательных изменений. Эти положения четко выявляются при изучении генеративной сферы ковылей и особенностей их цветения.

Репродуктивные органы ковылей так же, как и растение в целом, несут на себе ряд черт ксероморфизма, выражающихся в морфологических признаках.

Как отмечал еще Хагеруп, околоцветник злаков, утратив привлекающую насекомых окраску, стал выполнять главным образом защитную роль (Цитировано по Шамурину, 1956). У ковылей эта роль околоцветника особенно ярко выражена. Околоцветник ковылей (рис. 1) имеет две чешуи — наружную и внутреннюю, которые окружают тычинки и пестик. Внутренняя цветковая чешуя, более слабо развитая, прилегает непосредственно к двум пыльникам и как бы охватывает их с одной стороны. С противоположной стороны цветка расположена кожистая наружная цветковая чешуя (с длинной остью), края которой почти полностью охватывают внутреннюю цветковую чешую (рис. 2а, б). Наружная цветковая чешуя верхней своей частью также закрывает внутреннюю чешую. В пространстве, ограниченном цветковыми че-

шуями, располагается андроцей и гинецей цветка. Они оказываются в замкнутой полости, надежно защищенной от повреждающего воздействия окружающих условий. Анатомическое строение цветковых чешуй также характеризуется наличием ксероморфных черт строения.

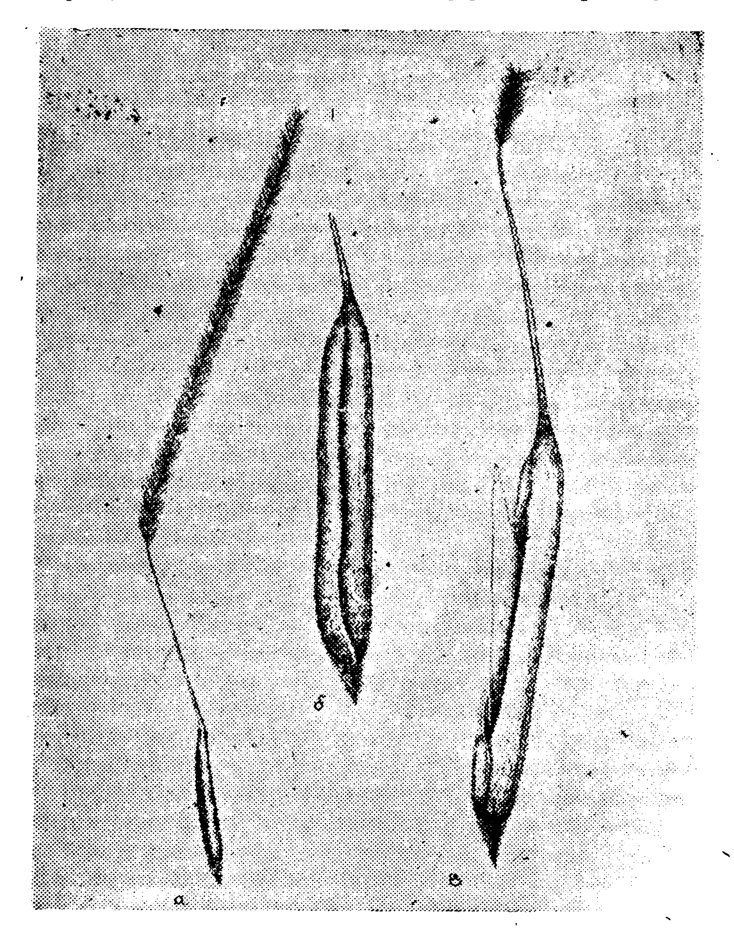


Рис. 1. Цветок. Stipa lessingiana перед цветением.
а—внешний вид, наружная цветковая чешуя несет длинную опушенную ость.
б—наружная цветковая чешуя, один из ее краев, прикрывающий щель сильно опушен.
в—препарированный цветок, видна внутренняя цветковая чешуя, которая обычно полностью закрыта наружной чешуей.

Дорсальная сторона каждой чешуи, и особенно наружной состоит из склеренхимы, внутренняя сторона их состоит из рыхлой паренхимной ткани (Яковлев и Солнцева, 1965).

Цветковые чешуи сохраняются у ковылей и после цветения, в период созревания зерновки, а также вплоть до полного созревания семян. При этом один из краев наружной цветковой чешуи налегает на другой край и именно с этой стороны цветковая чешуя густо опушена (рис. 2), что тоже выполняет защитную роль. Зрелые зерновки опадают с растения также вместе с цветочными чешуями, которые продолжают очень плотно окутывать зрелые семена. Защитные цветковые чешуи у ковылей сохраняются даже и при прорастании зерновок. Отделить их от зерновок вручную очень трудно.

Таким образом, системой цветковых чешуй создается своеобразный защитный чехол, предохраняющий гинецей и андроцей, а позднее и развивающуюся зерновку от засухи (Яковлев, Солнцева, 1965). Это характерно для всех ковылей.

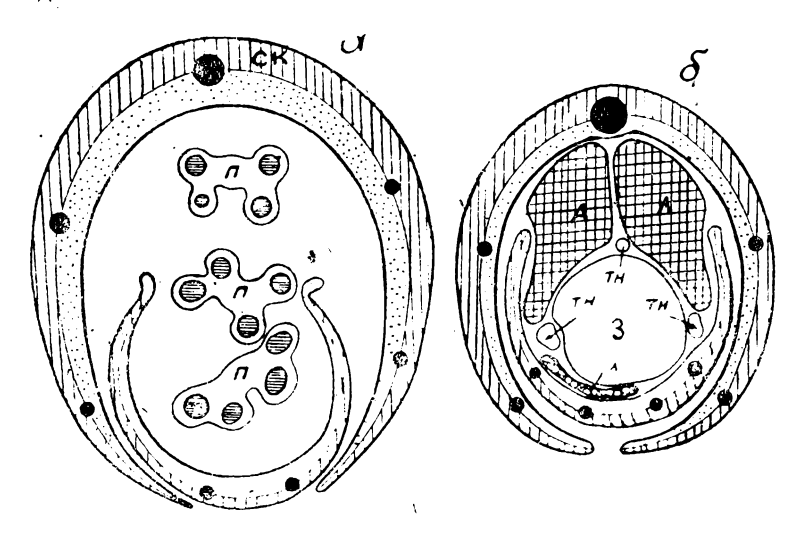


Рис. 2. Поперечный срез цветка Stipa lessingiana.
а—срез на уровне верхней трети наружной цветковой чешуи.
б—срез на уровне завязи.
п—пыльники, тн—тычиночные нити, з — завязь, л — лодикулы, ск—склеренхима.

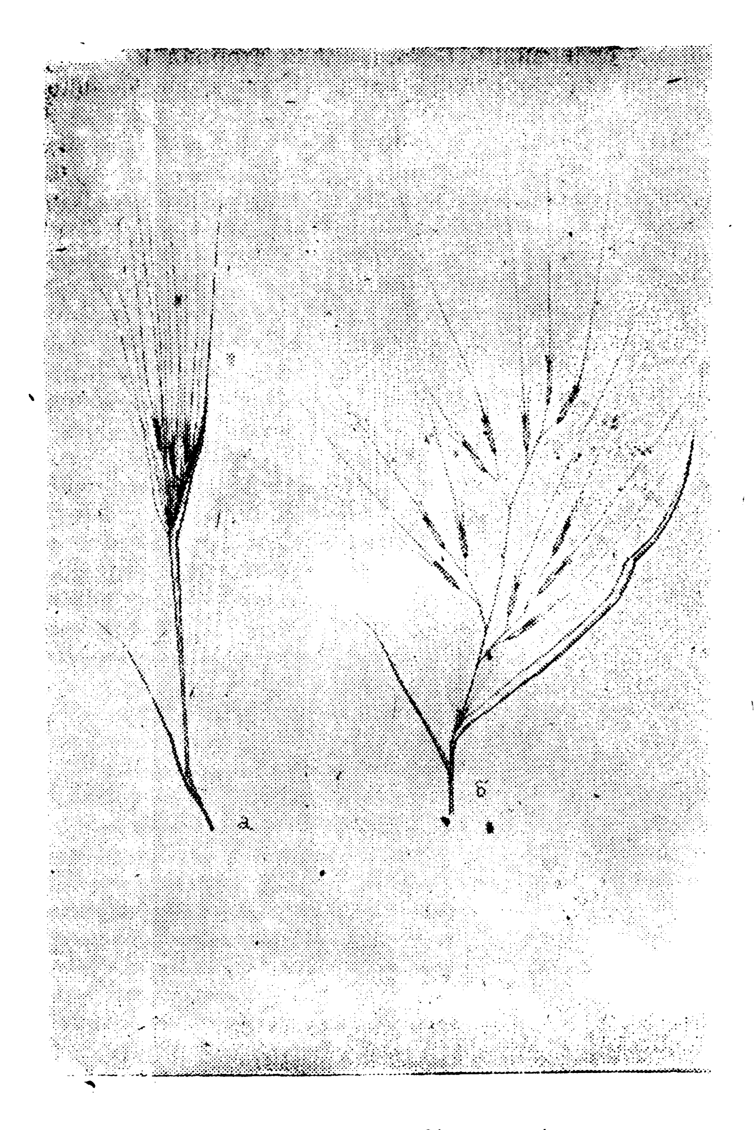


Рис.3. Метелки Stipa sareptana.

а—большая часть цветков соцветия находится в листовом влагалище.

б—метелка, освобожденная от листовой обвертки, у ее основания виден пучок молодых колосков.

У более ксерофитных ковылей, в нашем материале у Stipa sareptana, в виде дополнительной защиты от засухи выступает последний лист стебля, имеющий большое листовое влагалище (рис. 3). В этом случае вся метелка ковыля оказывается заключенной внутри листового влагалища, наружу выставляются только одни ости. При более благоприятных условиях в период развития соцветия часть верхних цветков метелки выносится за пределы листа, большая же часть цветков остается закрытой листом (рис. 3, а). Цветение этих ковылей происходит в своеобразной трубке, образованной листом. При этом не обнаруживается обычного раскрывания цветков, чешуи цветка не раздвигаются, из цветка не выносятся ни тычинки, ни рыльца пестиков.

Строение самой метелки у ковылей имеет тоже ряд важных особенностей. Прежде всего это многоцветковость метелок. Если у S. Lessingiana 6—10 цветков в соцветии, то у S. sareptana насчитывается больше 20 цветков. У ковылей, кроме метелок, содержащих одновозрастные или почти одновозрастные цветки (как это характерно для S. Lessingiana), имеются метелки, у которых в нижнем узле у основания влагалища образуются молодые одноцветковые колоски (рис. 3, б). Такое строение метелок характерно для более ксерофитного S. sareptana. Заложение цветков в основании такой метелки происходит значительно позднее остальных. Если в период массового цветения верхние цветки уже отцвели или цветут, базальные цветки находятся на ранних фазах дифференцировки — у них происходит поворот семяпочки и заложение интегументов (Солнцева, 1965). Образование самих генеративных побегов у S. sareptana происходит также неодновременно. У тырсика отмечается большое количество подгонов. Все эти особенности соцветия рассматриваются нами как приспособительные признаки для жизни в засушливых степях.

Таким образом, приспособительные реакции организма к неблагоприятным воздействиям среды проявляются у ковылей в ряде морфологических черт строения.

Более подвижные физиологические функции организма могут проявляться различным образом даже при одном и том же морфологическом выражении признаков. Эти реакции организма более лабильны и более зависи-

мы от меняющихся условий среды. У растений-ксерофитов, согласно исследованиям ряда ученых в последние годы, установлена особая лабильность их функциональной деятельности, отмечена их способность чрезвычайно быстро перестраивать течение и интенсивность физиологических процессов (Мирославов, 1965). Эта сторона жизнедеятельности ксерофитов ярко проявляется и у ковылей, в их репродуктивной сфере.

Цветки одного вида ковыля (например, S. sareptana), а также одного и того же растения, одной и той же метелки, не имеют каких-либо заметных морфологических различий. Однако способ цветения их может быть различным. При наблюдении за цветением S. sareptana в 1962 г. в Целиноградской области было отмечено три различных типа цветения:

Открытое цветение — у цветков, находящихся вне кроющего листа, цветочные чешуи раздвигаются, пыльники выбрасываются наружу, лопасти рылец выставляются между чешуями. При таком цветении рыльца могут опыляться пыльцой других растений.

Полуоткрытое цветение — чешуи цветка немного приоткрываются, между ними показываются кончики тычинок, однако полностью тычинки не выпадают из цветка. Растрескивание пыльников происходит в полости, образованной сомкнутыми чешуями. Лопасти рылец не показываются из чешуй и опыляются только пыльцой своего цветка.

И наконец, закрытое цветение — характерное в основном для цветков, находящихся в той части метелки, которая закрыта листовым влагалищем. В части цветков, расположенных выше листового влагалища, также может отмечаться клейстогамное цветение. В таком случае чешуи цветков не раздвигаются. Пыльники лопаются в закрытом цветке, пыльца высыпается на рыльце, расположенное ниже тычинок. Происходит строгое самоопыление.

По указанию некоторых авторов (Uphof, 1938; Dyksterhuis, 1945; Brown, 1949; Верещагина, 1965 и др.) у клейстогамных и хазмогамных цветков имеются некоторые различия в строении. Так, у Stipa Leucotricha, как отмечал Brown (1949), пыльники в клейстогамных цветках слабо развиты и имеют мало микроспор, ости чешуй короче по сравнению с хазмогамными цветками.

В то же время у S. sareptana, по нашим наблюдениям, цветки, цветущие разными способами, не отличаются по своей морфологии друг от друга. Тот или иной способ цветения каждого цветка может быть обусловлен прямым действием внешних условий. Следовательно, в протекании самого процесса цветения мы сталкиваемся с его большой лабильностью, несмотря на постоянство морфологической формы.

Другой особенностью биологии ковылей, возникшей в результате приспособления к неблагоприятным условиям среды обитания, явилась неодновременность и растянутость периода цветения, а следовательно, и созревания семян. Это обеспечивает образование и сохранение семенной продукции, хотя бы части растений, цветение которых совпадало с более благоприятными условиями.

Исследованный нами ковылок (S. lessingiana) в 1962 г. цвел всего 10 дней. Длительность цветения отдельной метелки, содержащей 7—8 цветков, 3—4 дня. Более ксерофитный тырсик (S. sareptana) имеет значительно более растянутый период цветения, благодаря тому, что в каждой метелке больше цветков. Кроме того, период цветения значительно увеличивается за счет более позднего развития, а, следовательно, и цветения «дополнительных» колосков в основании метелки. Если из-за плохих погодных условий основной урожай семян погибнет, то позднее развивающиеся цветки «дополнительных» колосков, попав в более удачные условия, могут дать семена. Такое же «резервное» значение имеет образование многочисленных подгонов, цветущих в разное время, но значительно позднее основного периода цветения. Образованием большого количества подгонов отличается также S. sareptana. Очевидно, растения, у которых наблюдался растянутый период цветения, а следовательно, и созревания семян, имели преимущества в сохранении и расселении потомства.

Важным приспособительным признаком, который обнаруживается у всех изученных нами ковылей, является очень быстрый темп созревания семян. У S. lessingiana в 1962 г. семена созревали в течение всего 12—15 дней, в 1958 г., по данным З. Г. Беспаловой (1962),—14—16 дней. Ускоренное созревание зерновок достигается очень быстро протекающим развитием поздних стадий

эмбриогенеза, а также быстрым развитием и созреванием эндосперма.

Имеется еще одно важное свойство, которое обнаружено у более ксерофильного S. sareptana, это — разновременность фаз эмбрионального развития в семяпочках цветков, которые цвели одновременно. Спустя пять дней после открытого цветения в семяпочках тырсика (S. sareptana) обнаруживаются и многоклеточные зародыши, какие встречаются в это время у S. lessingiana и двуклеточные зародыши и зиготы, не приступавшие к делению. У ковылка, если не произошло оплодотворения, то через 5 дней все элементы зародышевого мешка разрушаются, если же оплодотворение произошло, то зигота за этот срок образует многоклеточный зародыш. У S. sareptana наблюдается бо́льшая жизнеспособность элементов зародышевого мешка.

Таким образом, в разных семяпочках S. sareptana в одно и то же время могут обнаружиться как зиготы, еще не приступившие к делению, так и зародыши на разных стадиях развития, вплоть до начала дифференцировки органов. У менее ксерофильного S. lessingiana, наоборот, мы встречаемся с поразительной синхронностью развития зародышей. Возможно, что разновременность развития оплодотворенной семяпочки является более выгодной в засушливых условиях, т. к. пластические вещества, затрачиваемые на их развитие, могут поступать в течение более растянутого периода, а не единовременно.

Следовательно, наиболее ксерофильный ковыль — тырсик — обладает рядом свойств, способствующих растянутости периода цветения и плодоношения (многоцветковость метелок, наличие поздно развивающихся цветков в метелках, развитие подгонов, неодновременность фаз развития зародыша и др.). Все эти свойства, очевидно, дают определенный положительный эффект в трудных условиях существования.

Наиболее ярким приспособлением к жизни в засушливых условиях является клейстогамия, т. е. закрытое цветение, при котором происходит строгое самоопыление, хотя и не все виды ковылей имеют одинаковую склонность к клейстогамному цветению. Среди ковылей имеется большое число видов, являющихся факультативными клейстогамами, но некоторые виды, как, например,

S. stenophylla, долгое время, считались облигатными самоопылителями (Лавренко, 1941; Смирнов, 1933). Однако А. Н. Пономарев показал, что даже у такого строгого самоопылителя, как S. stenophylla, иногда отмечается открытое цветение (Пономарев и Зворыгина, 1949; Пономарев, 1961). В последнее время многими исследователями ставится под сомнение сама возможность существования форм с облигатным самоопылением. «...Самооплодотворение, по-видимому, никогда не является абсолютно облигатным и представляет собой всегда вторичное явление у специализированных в этом направлении групп» (Тимофеев-Ресовский, 1965, стр. 18). По этому поводу Хеслоп-Харрисон (Heslop-Harrison, 1964), примыкая к Дарлингтону (Darlington, 1939), писал, что облигатное самоопыление, прекращающее рекомбинацию, может ставить под угрозу выживание видов, если оно будет длительным. «Однако, по-видимому, автогамия редко бывает полной и многие виды извлекают пользу из способности эпизодически вклинивать аутбридинг между долгими периодами самоопыления» (стр. 202).

Большинство видов ковылей, как уже отмечалось, являются факультативными клейстогамами. Степень клейстогамии зависит от окружающих условий. При достаточной влажности почвы в период развития метелок, последние полностью выносятся из кроющего листа, чем и обеспечивается у них возможность открытого цветения. Открытое же цветение у свободных цветков метелки происходит опять-таки лишь в благоприятные дни. При большой влажности воздуха и дожде (а следовательно, и влажности почвы) цветки S. sareptana не раскрываются и «цветут» закрыто. У S. pennata, выращиваемой в Ботаническом саду в Ленинграде, в очень сырое лето 1961 г. отмечалось только клейстогамное цветение, хотя метелки были полностью вынесены из кроющего листа. Открытое цветение у этих растений в 1961 г. наблюдалось лишь в течение одного дня. В более сухое лето 1962 г. те же растения цвели исключительно хазмогамно. В особенно жаркую погоду при усиленной транспирации, при большой влажности воздуха и почвы в степях также обнаруживается закрытое цветение. Следовательно, только оптимальные погодные условия обеспечивают открытое цветение.

Ч. Дарвин относил клейстогамию к адаптации, выработанной в результате борьбы за существование. Многие современные исследователи рассматривают клейстогамию лишь как узкую приспособительную реакцию организма на неблагоприятные условия среды, при этом подразумевается, что растение прибегает к самоопылению лишь в виде крайней меры, чтобы оставить хоть какое-нибудь потомство.

Не отрицая того, что клейстогамия вызывается определенными, чаще всего неблагоприятными, условиями среды и является, конечно, приспособительной реакцией организма на эти условия, следует подчеркнуть, что клейстогамия — это более значительное и более сложное явление, чем простая адаптация к условиям среды.

Попытаемся пояснить это положение. Всем известна всеобщность и польза перекрестного опыления, при котором создается большое разнообразие жизнеспособных форм. Однако при постоянном переопылении затруднено закрепление удачных комбинаций. На это явление в свое время обращал особое внимание И. И. Шмальгаузен (1946). Он писал: «Любая удачная комбинация будет при свободном скрещивании сейчас же распадаться и не сможет быть удержана потомством. Удачная комбинация может размножаться и упрочиться лишь в условиях близкородственного скрещивания». Далее он делает вывод: «Некоторое ограничение панмиксии (всеобщего переопыления) так же необходимо для эволюции, как и само свободное скрещивание и комбинирование» (стр. 168).

У перекрестноопыляющихся растений постоянно появляется большое разнообразие форм, которые только возникнув, при дальнейшем свободном переопылении быстро теряются. Перекрестноопыляющиеся растения чрезвычайно пластичны и подвижны. Благоприятные комбинации, возникшие при перекрестном опылении, могут закрепиться только лишь при ограничении способности к перекрестному опылению, к скрещиванию. Лабильность в создании большого разнообразия форм перекрестноопыляющихся растений уравновешивается способностью к созданию константного потомства при самоопылении. Кроме того, самоопыление способствует быстрому распространению новой формы. Следовательно, несмотря на то, что самоопыление ведет в конечном

счете к утрате пластичности вида, в определенных условиях и в определенной мере оно оказывается выгодным.

По-видимому, еще одно полезное свойство получает растение при сочетании перекрестного опыления с самоопылением: периодическое чередование инбридинга с аутбридингом приводит к созданию гетерозисного потомства. Это особенно хорошо иллюстрируется на примере ковылей. Оказалось, что не только преимущественно самоопыляющиеся формы иногда могут цвести открыто, но и в условиях, благоприятных для перекрестного опыления, часть цветков самоопыляется.

Наиболее ксерофильный ковыль из числа изученных нами—S. sareptana—цветет преимущественно клейстогамно и только в благоприятных условиях у него наблюдается открытое цветение. Тем не менее удалось обнаружить, что в благоприятный для открытого цветения день, когда отмечалось много хазмогамных цветков, на тех же экземплярах, даже на тех же метелках, часть колосков имела полураскрытые цветки, которые так и не раскрылись полностью. Другие же цветки были совсем закрыты, хотя и «отцвели» в тот же день — в них можно было обнаружить недавно вскрывшиеся пыльники и еще не засохшие, опыленные рыльца. Эти наблюдения навели на мысль, что, вероятно, сохранение растением в благоприятные для открытого цветения дни некоторого количества закрытоцветущих цветков из числа тех, которые могли бы в этих условиях цвести открыто, приносит ему определенную пользу.

Во-первых, у ковылей при закрытом цветении завязывается больше семян, чем при открытом цветении. Это для ковылей было установлено Пономаревым А. Н. (1961) и отмечено мной в предыдущей статье (Солнцева, 1965).

Во-вторых, и это, очевидно, главное, при длительном самоопылении создаются чистые линии, которые, частично переопыляясь, дают необычайно жизнеспособное гетерозисное потомство. А с другой стороны, даже при условиях, благоприятных для открытого цветения, часть цветков самоопыляется, благодаря чему сохраняются линии, возникшие в результате длительного переопыления. Частичное переопыление их будет очень полезным в последующих поколениях и в другие годы.

Таким образом, клейстогамию у ковылей не следует рассматривать только как узкую адаптацию к условиям среды. Поскольку обнаружено периодическое перекрестное опыление, то можно предположить, что клейстогамия в сочетании с открытым цветением ведет к созданию гетерозисного потомства высокой жизненности и, в конечном счете, к биологическому прогрессу вида.

ЛИТЕРАТУРА

Беспалова З. Г. 1962. Проблемы ботаники, 6.

Верещагина В. А. 1965. Ботанический журнал, т. 50, 8.

Лавренко Е. М. 1941. Почвоведение, 3.

Мирославов Е. А. 1965. Проблемы современной ботаники, т. 2.

Пономарев А. Н. 1961. Ботанический журнал, т. 46, 9.

Пономарев А. Н. и Л. Ф. Зворыгина. 1949. Уч. записки Пермского университета, т. V, в. I.

Смирнов П. А. 1933.—В кн.: П. Ф. Маевский, Флора средней полосы Европейской части СССР, изд. 6-е.

Солнцева М. П. 1965. Геоботаника, в. 17, сер. III.

Тимофеев-Ресовский Н. В. 1965. Труды института биологии. Свердловск, в. 44.

Шамурин В. Ф. 1956. Бот. журнал, т. 41, 9.

Шмальгаузен И. И. 1946. Факторы эволюции, М.

Яковлев М. С. и Солнцева М. П. 1965. Сб. Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. Л.

Brown. W. V. 1949. Madrono, 19, 4.

Darlington C. D. 1939. The evolution of genetic systems. Cambridg.

Dyksterhius E. G. 1945. Ecology, 26, 2.

Heslop-Harrison Y. 1964. Advances in ecological research. London.

Uphof J. S. Th. 1938. Bot. Rev. v. 4, I.

Ботанический институт
имени В. Л. Комарова
Академии наук СССР
Ленинград

А. О. ТАРАСОВ, Л. П. ХУДЯКОВА

О ВСЕСТОРОННЕМ ИЗУЧЕНИИ ВИДА В ЦЕЛЯХ СИСТЕМАТИКИ НА ПРИМЕРЕ Festuca sulcata Hack

Узколистные виды рода Festuca L.—овсяница—Festuca sulcata Hack; F. pseudovina Hack., F. duriuscula L., F. Beckeri Hack. играют значительную роль в сложении растительного покрова в степной и полупустынной зонах нашей страны.

Из них особенно широкое распространение имеет Festuca sulcata—овсяница бороздчатая, которая является эдификатором во многих степных ассоциациях, занимающих большие площади. Овсяница бороздчатая—засухоустойчивое и морозостойкое растение, не боится вытаптывания, вегетирует с ранней весны до поздней осени, зеленой уходит в зиму под снег, хорошо поедается всеми травоядными домашними животными в течение всего пастбищного периода и является почти единственным кормом рано весной и поздно осенью. Вследствие этого овсяница бороздчатая является первоклассным пастбищным растением в степной и полупустынной зонах. Поэтому изучение её важно и в теоретическом, и в практическом отношениях.

Но узколистные овсяницы морфологически очень близки между собой и по внешним признакам мало отличаются друг от друга. В связи с этим у исследователей нет единой точки зрения на систематику и географическое распространение узколистных овсяниц.

Прежде всего, как видно из рис. 1, по-разному оценивается таксономическое значение упомянутых овсяниц. Так, монограф этого рода Hackel (1882) большую часть их считает подвидами, Рожевиц (1928) — разновидностями, Бобров и Кречетович (1934) и E. I. и A. Nyarady (1964)—видами.

У авторов нет также единства взглядов и по вопро-

су о разнообразии внутри этих групп. Е. Хакель, Р. Ю. Рожевиц и Ниаради выделяют внутри этих подвидов-видов значительное количество разновидностей, тогда как Е. Г. Бобров и В. Н. Кречетович такого деления не дают. А Смирнов (1945) относительно больше всего нас интересующего F. sulcata пишет: «В нашей области да и далеко за ее пределами Festuca sulcata очень мало варьирует и представляет одного из наиболее постоян-

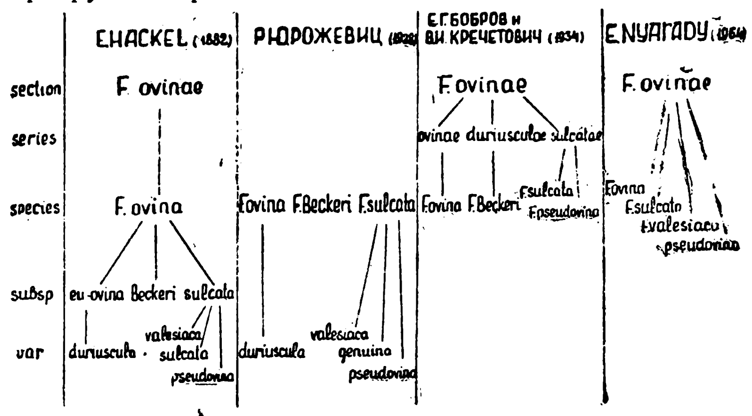


Рис. 1. Положение в системе узколистных овсяниц, произрастающих на Юго-Востоке Европейской части СССР.

ных и легко отличимых видов среди других из группы F. ovina S. I». Между тем Ниаради делят этот вид на два самостоятельных вида—F. sulcata и—F. valesiaca.

Еще больше существует разногласий во взглядах на географическое распространение узколистных овсяниц. Так, Лавренко (1956), ссылаясь на Боброва и Кречетовича (1934), указывает, что к западу от Волги распространена F. sulcata, тогда как к востоку она замещается другим видом—F. pseudovina. П. А. Смирнов в цитированной выше работе говорит: «Выделение в качестве самостоятельных видов F. pseudovina Hack., F. ganeschini Drob., F. recognita Reverd. и друг. представляет случай недоразумения, нередкого в работе систематиков, особенно в той стадии исследования, когда действительные систематические отличия еще не нащупаны». А Пономарев (1959) в интересной статье «О биологической изоляции Festuca sulcata Hack. и F. pseudovina Hack.», написанной на основе наблюдений в Че-

лябинской области, не только признает наличие F. pseudovina Hack. в степях Зауралья, но и исследует биологию цветения этого вида. Как видно, в систематике и географии узколистных овсяниц много неясных вопросов.

Оставляя в стороне большую часть этих вопросов мы берем пока лишь один из них — действительно ли F. sulcata представляет собою однородную группу видового значения, или под этим именем кроется по крайней мере два вида.

В этой связи прежде всего обращает на себя внимание то, что в степях Нижнего Поволжья одни особи F. sulcata имеют зеленую окраску побегов и листьев, а другие — сизо-зеленую. Назовем их пока условно зеленой и сизо-зеленой формами. Как установлено исследованиями Hall и др. (1965), зеленая или сизо-зеленая окраска листьев в подобных случаях зависит от строения воскового налета на них. У видов с зеленой окраской отложение воска происходит или в виде отдельных пластинок, которые лежат плоско на кутикулярной поверхности, или в виде гладких пленок. У видов с сизо-зеленой окраской воск состоит преимущественно из палочковидных и нитевидных образований, растущих по направлению от листовой поверхности и сильно отражающих свет.

Нами были собраны в природных популяциях семена сизо-зеленой и зеленой форм F. sulcata и высеяны в ботаническом саду Саратовского университета на делянках с одинаковыми почвой, условиями освещения и увлажнения. Сизо-зеленая и зеленая окраска листьев оказалась наследственно закрепленной.

В результате прежних наблюдений в природе нами было замечено, что растения F. sulcata, имеющие сизо-зеленую окраску, зацветают на 1—2 дня раньше, по сравнению с зелеными. В последние годы биология цветения сизо-зеленой и зеленой форм была темой специального изучения. Наблюдения проводились над растениями, выращенными в ботаническом саду. Изучались фенологические сроки цветения обеих форм, суточный ритм цветения, продолжительность и энергия цветения соцветий и отдельных цветков и зависимость цветения от температуры и относительной влажности воздуха. Изменения температуры и относительной влажности воздуха

фиксировались с помощью самопишущих приборов — термографа и гигрографа. Цветение изучалось на десяти маркированных метелках каждой формы, на которых по мере раскрывания цветков после их подсчета удалялись тычинки. Результаты наблюдений в 1965 году показаны на рис. 2.

Как видно из рис. 2, растения сизо-зеленой формы начали цвести 31 мая, цвели пять дней, и закончилось цветение 4 июня. Каждый день цветки начинали раскрываться во второй половине дня. Раскрывание цветков осуществлялось отдельными порциями, по 1—65 цветков в каждой, с интервалами между новыми порциями в 5—15 минут. Единичные цветки иногда начинали раскрываться с 12 часов дня, большое количество их раскрывалось с 14 часов. В 16 часов цветение обычно заканчивалось. В этом промежутке времени температура воздуха колебалась в пределах 19,3—28,8°. Наиболее энергичное цветение с частыми новыми порциями и наибольшим средним количеством раскрывшихся в каждую порцию (до 15,2) цветков наблюдалось в период с 14 час. 15 мин. до 15 час. 30 мин, как, например, 3 и 4 июня, когда температура колебалась в пределах 21—28°, а относительная влажность воздуха—32—41%.

Цветение зеленой формы, как видно из рис. 2, началось 3 июня, т. е. на три дня позже сизо-зеленой, продолжалось всего три дня и закончилось 6 июня. Отдельные цветки начинали раскрываться в 15 час. 15 мин. Но массовое, энергичное цветение (3 и 4 июня), когда в отдельные порции раскрывалось до 49 цветков (при 17,9 цветков в среднем), осуществлялось с 15 час. 45 мин. до 16 час. 45 мин., при температуре 21—26° и относительной влажности воздуха 33—43%. 6 июня цветение было довольно слабым и сдвинутым на более поздние часы. Видимо, это объясняется тем, что цветение метелок в основном к этому времени уже закончилось. К тому же температура после 5 июня не поднималась выше 23°.

Понижение температуры может приостановить уже начавшееся цветение обеих форм или отодвинуть его кульминационный момент на более позднее время, как случилось 2 июня, когда после небольшого понижения температуры массовое цветение сизо-зеленой формы началось лишь с 15 час. 30 мин. после того, как темпе-

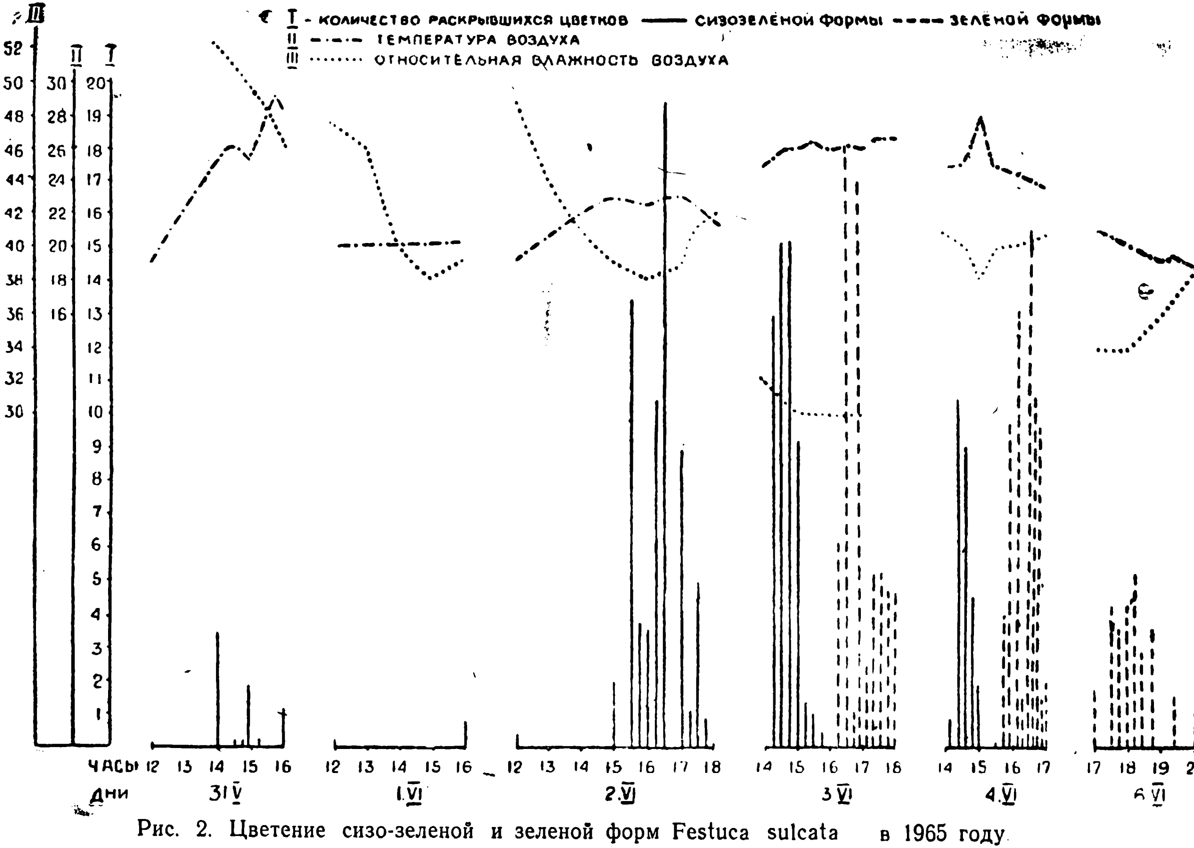


Рис. 2. Цветение сизо-зеленой и зеленой форм Festuca sulcata в 1965 году

ратура опять поднялась. 5 июня из-за прохладной пасмурной погоды цветения совсем не наблюдалось.

Учет длительности цветения отдельных метелок у обеих форм показал, что каждая из них цветет непродолжительное время (2—5 дней). Но большинство метелок (60%) цветет три дня. Нами также установлено, что независимо от того, продолжительным или кратковременным было цветение метелки, за весь период цветения раскрываются не все имеющиеся в ней цветки. Наименьшее количество раскрывшихся в метелке цветков—16,6%, наибольшее—94,8%. В большинстве случаев раскрывается 70—80% от общего количества цветков в метелке.

Мы проследили продолжительность цветения отдельных цветков. Оказалось, что у сизо-зеленой формы цветки остаются открытыми в течение 1 час. 20 мин.—1 час. 35 мин., а у зеленой—1 час. 35 мин.—1 час. 55 мин.

Из изложенного ясно, что обе формы цветут при довольно высокой температуре и низкой относительной влажности воздуха, но сизо-зеленая форма цветет при несколько более высокой температуре, чем зеленая. Сизо-зеленая форма начинает цвести на 2—3 дня раньше и в течение суток на 1,5—2 часа раньше, чем зеленая.

Таким образом, разрыв во времени цветения препятствует переопылению этих форм, которые часто произрастают вместе в одних ассоциациях. Здесь имеет место биологическая изоляция.

Аналогичные наблюдения за цветением F. sulcata и F. pseudovina были проведены раньше нас в Челябинской области Пономаревым (1959). Не будем здесь описывать результаты, полученные А. Н. Пономаревым, заметим лишь, что наши данные совпадают с его данными. Очевидно, причиной такого соответствия является то, что и он, и мы наблюдали за одними и теми же видами. Сопоставляя особенности цветения его объектов с нашими, можно заключить, что по характеру цветения F. pseudovina соответствует нашей сизо-зеленой форме. Не вдаваясь в подробности морфологического строения F. pseudovina, заметим здесь, что во всех флорах подчеркивается, что у F. pseudovina листья зеленые или серо-зеленые без воскового налета, т. е. не сизо-зеленые, тогда как у F. valesiaca листья с сизоватым голубым восковым налетом.

Вполне естественно, что следующим нашим шагом на пути изучения F. sulcata было выяснение морфологических отличий сизо-зеленой и зеленой форм. С этой целью было взято по сто генеративных побегов каждой формы из дерновинок, выращенных в ботаническом саду, и на них проведены промеры основных морфологических показателей:

количество междоузлий; сумма длин нижних междоузлий; длина верхнего междоузлия; длина генеративного побега (без метелки); длина метелки; общая длина генеративного побега; количество веточек первого порядка в метелке; длина колоска; количество нормально развитых цветков в колоске; ширина нижней цветковой чешуи; длина нижней цветковой чешуи (без ости); длина ости нижней цветковой чешуи; общая длина нижней цветковой чешуи (с остью). Результаты промеров и подсчетов были обработаны статистически с выявлением следующих показателей:

$$x\ min;\ x\ max;\ x \pm m;\ \delta;\ v;\ t\alpha;$$

оказалось, что разница между нашими формами по всем изученным морфологическим признакам достоверна, причем, по количеству междоузлий с вероятностью $P=0{,}95$ ($t\alpha > 2{,}0$), а по всем остальным признакам с вероятностью $P=0{,}999$ ($t\alpha > 3{,}4$). При этом, за исключением количества цветков в колоске и количества междоузлий, все показатели зеленой формы превышают соответствующие показатели сизо-зеленой. Особенно значительная разница выявилась в ширине нижней цветковой чешуи, общей длине ее, длине ее без ости, длине колоска, количестве цветков в колоске, длине метелки, сумме длин нижних междоузлий и общей длине генеративного побега[1].

Попытаемся теперь выяснить систематическое положение наших форм овсяниц, для чего сопоставим морфологические особенности их с морфологическими особенностями видов узколистных овсяниц, предположительно имеющихся на Юго-Востоке. Ниже приводится обобщенное морфологическое описание этих видов, составленное по данным Хакеля (1882), Боброва и Кречетович (1934). и Ниаради (1964).

---

[1] Цифровые данные не приводятся ради краткости изложения. (Прим. ред.).

Festuca sulcata Hack. Листья сравнительно широкие, 0,6—0,9 мм шириной, зеленые или серо-зеленые, без налета, метелка длинная (5—12 см), колоски крупные, 4,5—8 мм длиной, с 3—7 цветками, нижняя цветковая чешуя длинная (3—6 мм) от шиловидной до широколанцетной.

Festuca valesiaca Schleich. Листья узкие, нитевидные, (0,3—0,6 мм) с сизоватым голубоватым восковым налетом. Метелка длинная (3—10 см), колоски крупные, 5,5—7 мм длиной, с 3—8 цветками, нижняя цветковая чешуя шиловидно-ланцетная, короткая, 3—4 мм длиной.

Festuca pseudovina Hack. Растение низкое, приземистое, листья узкие (0,3—0,6 мм), зеленые или серо-зеленые, без воскового налета, метелка короткая (2—5 см), колоски короткие (3—6 см), цветков в колоске 2—5, нижняя цветковая чешуя ланцетная до широколанцетной, короткая (3—4 мм).

Festuca duriuscula L. Высокое растение. Листья зеленые, жестковатые, широкие (0,7—1,0 мм), с 5—7 ребрами и сплошным слоем склеренхимы. Метелка длинная, цветков в колоске 4—8, нижняя цветковая чешуя ланцетная, короткая (3—4 мм).

Festuca Beckeri Hack. Листья жесткие, проволоковидные, зеленые, широкие, с 5—7 ребрами, со сплошным слоем склеренхимы. Метелка длинная (до 20 см). Колоски длинные (около 6 мм). Нижняя цветковая чешуя ланцетная, около 4 мм длиной.

Таким образом, наша зеленая форма представляет собой Festuca sulcata Hack, а сизо-зеленая — Festuca valesiaca Schleich.

В заключение добавим, что эти виды различаются друг от друга и экологически. Так, F. sulcata распространена на различных почвах — обыкновенных черноземах, южных черноземах, темно-каштановых и светло-каштановых почвах, глинистых, щебенчатых, реже супесчаных и песчаных. F. valesiaca распространена в таких же местообитаниях, часто вместе с F. sulcata, но обычно занимает более ксерофитные позиции.

Интересно географическое распространение этих видов. В степной зоне распространены оба вида, а в лесостепную идет, главным образом, F. sulcata. F. valesiaca в лесостепной зоне встречается очень редко на склонах южной экспозиции и в невысокой степени обилия.

Таким образом, только всестороннее морфологическое и эколого-географическое изучение близких видов или более мелких таксонов позволяет разграничивать их с достаточной достоверностью. В частности, важное таксономическое значение могут иметь особенности экологии цветения и опыления изучаемых видов.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров Е. Г. и Кречетович В. И. 1934. Овсяница. — В кн.: Флора СССР, т. II.

Лавренко Е. М. 1956. Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. В кн.: Растительный покров СССР (пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР»), т. II, изд. АН СССР.

Пономарев А. Н. 1959. ДАН СССР, т. 127, 3.

Рожевиц Р. Ю. 1928. Сем. Злаки. Тр. Гл. бот. сада, т. XV, 2.

Смирнов П. А. 1945. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 50, 1—2.

Hackel E. 1882. Monographia Festucarum europearum.

Hall G. M., A. J. Matus, J. A. Lamberton and H. N. Barber. 1965. Austr alian Journal of biological sciences, vol. 18, number 2.

Nyarady E. I. und A. Nyarady. 1964. Revie Roumaine de Biologie, serie botanique, t. 9, 2—3.

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского

Н. Н. БЛАГОВЕЩЕНСКАЯ

ЭКОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ ЭНТОМОФИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ

Экологический подход к изучению живых организмов очень широко используется в нашей стране. Именно в результате экологических исследований делаются выводы, которые потом становятся основой практических рекомендаций. Ценность экологических исследований измеряется тем, насколько полно учитывается влияние среды во всех ее проявлениях, насколько полно охватывается диалектическая взаимосвязь изучаемого объекта с окружающей средой.

В данном случае речь идет об экологии энтомофильных растений. Для удобства изучения влияния среды выделяются, вычленяются отдельные факторы. Все они — эдафические, климатические и другие — действуют в комплексе, но влияние их в разные периоды жизни растения и, следовательно, их роль, то повышается, то несколько спадает. Задача исследователя—выделить на каждом этапе развития растения ведущий фактор среды, определяющий переход его к следующей фазе развития. Говоря об экологии энтомофильных растений, я выделяю такую фазу развития—когда распустился цветок. Какой экологический фактор является решающим в этой фазе? На энтомофильное растение действует комплекс всех факторов окружающей среды, но решающим фактором, определяющим в дальнейшем семенную продуктивность растения, являются насекомые-опылители. Тем, что насекомые-опылители являются в фазе цветения ведущим экологическим фактором среды и объясняются форма и окраска венчиков цветков, их специфический запах, нектароносность и другие особенности. Первым существенным фактором в экологии цветения энтомофилов является характер ра-

боты, характер поведения насекомых-опылителей на цветках. В свое время Ч. Дарвин, наблюдая за медоносными пчелами и шмелями, подметил одну их особенность, а именно — определенное постоянство в посещении цветков. Но в то же время им самим однажды было замечено нарушение такого постоянства — посещение пчелой и шмелями двух разновидностей живокости, первоцвета и мака. И здесь же он приводит наблюдения Мюллера, который подметил переключение медоносной пчелы с цветка лютика луковичного на лютик полевой, от синих гиацинтов к синим фиалкам. Подобные факты посещения медоносной пчелой за один вылет разных растений (эти исключения из правила) исследователи не оставляли без внимания; о них я нашла сообщение у Андреева (1926), Аренса (1926), Андронова (1927).

Изучая экологию цветения энтомофилов, я, естественно, занялась наблюдениями над характером поведения того или иного опылителя на цветках в течение одного его вылета за сбором нектара и пыльцы. Обнаружилось следующее: у медоносной пчелы случаи отвлечения с одного вида растения на другие действительно редки. Мне удалось отметить переключение их с люцерны на сурепку и посещение за один вылет трех растений — сурепки, живокости и люцерны. При наблюдении же за работой диких одиночных пчел выявилась совсем другая картина. Мною было проведено большое число наблюдений за характером посещений пчел Melitturga, Melitta, Andrena, Eucera и других. Должна сказать, что наблюдения эти требуют большого внимания и нервного напряжения. Я позволю себе привести, в качестве примера, только одно такое наблюдение.

Пчела Melitturga (кстати, это один из основных опылителей люцерны). Наблюдения за одной особью я вела в течение 35 минут. Пчела была без обножки, очевидно, только что прилетевшая из гнезда. Посетила она 120 цветков люцерны, потом отдыхала несколько секунд, затем посетила еще 208 цветков люцерны. К этому времени пчела подлетела к засоренному участку и переключилась на живокость. Посетила 12 цветков этого растения и вернулась на люцерну. На люцерне работала мало, посетила только 10 цветков и перелетела на донник белый, побывала на трех его цвет-

ках и стала посещать люцерну, вскрыв 9 ее цветков, после чего отдыхала 8 секунд. Было замечено, что во время отдыха она потирала лапками вытянутый хоботок, а потом лапками касалась обножки. Видимо, таким образом пчела смачивает обножку нектаром. После отдыха мелиттурга посетила 44 цветка люцерны, потом 8 цветков живокости, затем побывала еще на 9 цветках люцерны и улетела с большой обножкой. В этом случае мне удалось пронаблюдать всю работу пчелы от начала до конца и установить, что за 35 минут она посетила 405 цветков.

Подобные наблюдения и за другими дикими одиночными пчелами тщательно фиксировались. В результате я пришла к выводу—отвлекаемость диких одиночных пчел при посещении цветков постоянно наблюдающееся явление.

Какова причина этого? Причина отвлекаемости диких одиночных пчелиных от основного посещаемого ими вида растений следующая. Одиночные пчелы собирают на цветках главным образом пыльцу. Нектара они берут значительно меньше, так как он им нужен только для собственного питания и для смачивания обножки при сборе пыльцы (у пчел — влажных сборщиц). Пыльца же является основной пищей их личинок. И если пчела, собирая на цветках пыльцу, не находит в нем нужного количества нектара, то она переключается на растущие рядом медоносы.

У медоносных же пчел другие особенности. Летом 58% летных пчел в семье собирают нектар, 25%—пыльцу и 17%—нектар и пыльцу вместе. И вот часть из этих 17% и есть те медоносные пчелы, которые переключаются с одного растения на другое — то на медонос, то на пыльценос.

Постоянную отвлекаемость диких одиночных пчелиных следует рассматривать как существенный фактор в экологии энтомофилов. Он приводит к тому, что на рыльца цветков пчелы приносят сложную смесь пыльцы, принадлежащую не только к разным видам, но и к разным родам и даже семействам. С точки зрения эволюции покрытосеменных этот фактор был одной из тех движущих сил, которые привели к возникновению новых видов. На современном этапе смесь пыльцы тоже играет благотворную роль для растений. Она обеспечивает из-

бирательность оплодотворения и, как указывают некоторые исследователи (Голубинский, 1945), стимулирует более активное прорастание на рыльце пыльцы того же вида.

Следовательно, отвлекаемость пчелиных опылителей от основного посещаемого вида растений — это реальная природная закономерность, которая должна учитываться в семеноводстве энтомофильных растений.

Вторым существенным фактором в экологии цветения энтомофилов является то, что не все насекомые, посещающие растения, есть его опылители. Иногда исследователями посещение и опыление цветков недопустимо отождествляются и отсюда ложные рекомендации практике сельского хозяйства. Например, медоносная пчела посещает цветки люцерны, но не является ее опылителем. Бабочки посещают клевер, но не опыляют его. Чтобы судить о характере посещения, исследователь должен внимательно изучить и особенности цветка, и особенности насекомого.

И, наконец, третье теоретическое положение в экологии цветения энтомофилов — это проблема познания сопряженной эволюции цветков и насекомых-опылителей. По этому поводу В. В. Попов (1958) писал: «Исследование процессов взаимного приспособления растений к опылению с помощью насекомых и насекомых к переносу пыльцы растений, давно уже является одной из наиболее ярких и классических страниц дарвинизма. Однако, очень многие детали этой очень сложной и длительной эволюции, пути сопряженного развития большинства эволюционных ветвей покрытосеменных и их опылителей, изучены еще очень плохо или вообще не изучены и требуют всестороннего и тщательного исследования». (Стр. 499).

Мной, по рекомендации В. В. Попова, в течение целого ряда лет изучалось распределение пчел по цветковым растениям для того, чтобы приблизиться к пониманию сопряженной эволюции их с цветками и филогении внутри семейства пчелиных. Был изучен круг насекомых-опылителей (пчел в первую очередь) на 37 видах растений. Исследования велись в различных районах Ульяновской области. Для более точного определения круга опылителей того или иного растения, т. е. кормовых растений определенных видов пчел, прово-

дился анализ пыльцевых обножек пчел и анализ пыльцы, сложенной пчелами в ячейках для питания их личинок.

Но, естественно, что интерес к семенной продуктивности, а отсюда и к экологии цветения различных видов энтомофильных растений различен. Имеется особенная заинтересованность в семенной продуктивности люцерны. А. Н. Пономарев (1950) один из первых поставил вопрос об изучении особенностей строения цветка люцерны и семенной продуктивности этой культуры в связи с деятельностью пчел-опылителей. Им дан термин — цветок «стреляющий», точно характеризующий всю его суть. Я, изучая цветок люцерны и процесс его опыления, полностью подтвердила данные А. Н. Пономарева о механизме вскрытия цветка. Кроме того, мною подмечены некоторые детали, ускользнувшие из поля зрения более ранних исследователей и составлена схема цветка люцерны.

Сейчас результатами многочисленных и глубоких исследований доказано, что семенная продуктивность люцерны находится в прямой зависимости от пчелиных, опыляющих ее. В экологии цветения этого энтомофила пчелиные являются ведущим, определяющим фактором среды. Взаимозависимость между пчелами (Melitturga, Rophites, и др.) и люцерной настолько велика, что пчелы эти образуют крупные поселения — колонии около полей люцерны и даже на самих полях при разреженном травостое (Благовещенская, 1954, 1961).

Влияние фактора опыления ощутимо сказывается и на семенной продуктивности других важных сельскохозяйственных растений. Яркой иллюстрацией этого является полученное мною письмо от колхозника И. Ф. Гончарова, в котором он и председатель колхоза села Ховрино Вешкаймского района Ульяновской области сообщают об урожайности подсолнечника и влиянии на нее диких одиночных пчел. Я обнаружила на территории хозяйства большую колонию пчел—Dasypoda и рекомендовала приблизить к ней посевы подсолнечника. Вот результаты:

1963 г.—подсолнечник удален от колонии на 2,5 км—урожай 4 ц/га.

1964 г.—посев приближен на 1,5 км—урожай 6 ц/га.

1965 г.—посев перенесен на правый берег р. Барыш рядом с колонией пчел—урожай 10 ц/га.

Пчела Dasypoda теснейшим образом связана с сложноцветными длительной сопряженной эволюцией.

Чисто теоретический интерес представляет экология цветения дербенника (Lythrum salicaria). У этого растения имеется три формы цветков—триморфизм. В какой связи находится это явление со всем комплексом насекомых-опылителей данного вида — вопрос, требующий еще своего разрешения.

Другой не менее интересный вопрос—это круг опылителей наших орхидных. Своеобразие их цветка не вызывает сомнения, что это энтомофильные растения. Цветки некоторых орхидных напоминают сидящее на цветке насекомое, например, орхидное Ophrys insectifera. Недавно в Германии обнаружены опылители этого растения (Olberg, 1951), ими оказались самцы осы Gorytes mystaceus. Самцы появляются, примерно, за месяц до самок; они подлетают к цветкам этой орхидеи и обращаются с цветками, как с похожими на них самками, даже пытаются спариваться. От цветков исходит такой же запах, как и от самок этого вида роющих ос. Кстати, запахи — это язык насекомых. Сейчас известно, что вещества, выделяемые самкой—так называемые аттрактанты, воспринимаются самцами на большом расстоянии; 0,0001 гр. вещества достаточно, чтобы собрались все самцы в радиусе 500 м. Возможно, что и наши орхидные выделяют вещества, близкие к аттрактантам каких-либо видов насекомых, поэтому, вероятно, и хорошо плодоносят наши орхидные, хотя и растут в глухой чаще леса. Это предположение подтверждается таким фактом. В Европейской части СССР встречается ятрышник клопоносный (Orchis coriophora), который выделяет острый запах клопов. Значит, самцы какого-то вида клопов являются опылителями этого растения.

И многим другим видам энтомофильных растений свойственны интересные и во многих отношениях еще не изученные элементы в экологии их цветения, которые важно знать и с точки зрения обеспечения семенной продуктивности этих видов.

В заключение всего вышеизложенного мне хочется сделать следующие выводы:

1. В экологии цветения энтомофильных растений решающим фактором, определяющим их семенную продуктивность, являются насекомые-опылители.

2. Биологически неграмотно изучать колебания семенной продуктивности энтомофильных растений, игнорируя фактор опыления.

3. Сопряженная эволюция цветковых растений и насекомых-опылителей является такой теоретической проблемой, которая дает возможность делать выводы и по конкретным хозяйственно важным вопросам. Для изучения этой проблемы необходимы совместные усилия и ботаников, и зоологов.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев В. Н. 1926. Пыльца растений, собираемая пчелами. (К методике изучения перги). Харьков.

Андронов Ф. В. 1927. Пчеловодное дело, № 6.

Аренс Л. Е. 1926. Пчеловодное дело, № 6.

Благовещенская Н. Н. 1954. ДАН СССР, сер. биол., т. XCIX, 5.

Благовещенская Н. Н. 1958. Учен. зап. Ульяновск. педагог. инст., т. 11, 1.

Благовещенская Н. Н. 1961. Учен. зап. Ульяновск. педагогический инст., т. XVII, 6.

Голубинский И. Н. 1945. ДАН СССР, сер. биол., т. 48, 1.

Дарвин Ч. 1950. Перекрестное опыление и самоопыление растений. Соч., т. 6, М.—Л.

Попов В. В. 1958. Энтомологич. обозр., XXXVII, 3.

Пономарев А. Н. 1950. Изв. естест. научн. инст. при Молот гос. унив., т. XII, 10.

Olberg G. 1951. Blüte und Insekt. Leipzig.

Ульяновский государственный
педагогический институт
им. И. Н. Ульянова

С. С. ХОХЛОВ

ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ АПОМИКСИСА В СЕМЕЙСТВЕ СЛОЖНОЦВЕТНЫХ

I. ВВЕДЕНИЕ

Исследование биологии семенного размножения как один из необходимых моментов должно включать определение способа размножения изучаемого вида. От того, каков способ размножения, каким путем возникают семена: в результате ли перекрестного опыления, самоопыления или апомиксиса, будут зависеть не только генетические особенности потомства, но, в первую очередь, характер цветения, уровень и регулярность плодоношения и их изменение под влиянием факторов внешней среды.

Однако определение способа размножения, в особенности апомиксиса, при недостаточной разработанности в этой области вопросов методики, не всегда легкая и простая задача (Fryxell, 1957; Хохлов, 1965). При решении этой задачи следует учитывать признаки, указывающие на возможность апомиктичного размножения (Хохлов, 1965, 1967 а), а также некоторые общие закономерности распространения апомиксиса в системе покрытосеменных. К числу таких закономерностей относятся:

1. Более частая встречаемость апомиксиса в филогенетически прогрессивных семействах.

2. Более частая встречаемость апомиксиса в полиморфных и сильно дифференцированных таксонах.

3. «Гнездовая» локализация апомиктичных видов и форм в пределах семейств и триб.

Эти общие закономерности распространения апомиксиса наблюдаютя как в пределах типа покрытосеменных (Хохлов, 1967б), так и в отдельных семействах, в частности у злаков (Хохлов, 1959, Хохлов и Малышева,

1966, 1967). В настоящей статье это иллюстрируется на примере семейства сложноцветных.

2. Общая характеристика распространения апомиксиса у сложноцветных

Сложноцветные — филогенетически наиболее молодое и прогрессивное семейство покрытосеменных и «самое обширное по числу родов и видов и самое распространенное семейство не только типа покрытосеменных, но и всего растительного мира» (Козо-Полянский 1965). Наряду со злаками, которые хотя и уступают по числу родов и видов другим семействам, но по «количеству особей, по роли в сложении растительных формаций» не имеют себе равных, сложноцветные занимают одно из первых мест по числу апомиктичных родов и видов. В настоящее время апомиксис, или его элементы зарегистрированы в 28 родах (Табл. I). В 17 родах апомиксис доказан экспериментально и исследован эмбриологически у значительного числа видов, в остальных 11 родах наличие апомиксиса вероятно, но требуется дополнительное исследование с целью установления более полной эмбриологической картины и степени распространения в пределах этих родов.

Абсолютные данные, приведенные в таблице 1, находятся в полном соответствии с относительными показателями распространения апомиксиса у сложноцветных, полученными из сопоставления числа апомиктичных

Таблица 1.

СПИСОК

родов сложноцветных, у которых установлен апомиксис или его элементы

Трибы и роды	Число известных апомиктичных видов	Формы и элементы апомиксиса
1	2	3
I. Heliantheae		
1. Biedens	1	Aa (?)
2. Coreopsis	1	Aa (?)
3. Helianthus	1	Aa + (Az?)

1	2	3
4. Parthenium	3	Aa, A + Az, S + Az
5. Rudbeckia	7	A + Az + M
II. Astereae		
6. Aster	1	Aa (?)
7. Brachycome	1	Aa + Az + At
8. Erigeron	6	A + Az + (M?)
9. Minuria	1	Aa + Az + At
10. Townsendia	5	At
III. Anthemideae		
11. Achilleae	1	Aa (?)
12. Artemisia	1	A, Aa (?), S + Az
13. Chrisanthemum	1	S + Az
14. Pyrethrum	2	Aa + (Az?)
IV. Arctotideae		—
V. Inuleae		
15. Antennaria	15	A + Az + At
16. Leontopodium	1	A + Az + (M?)
VI. Senecioneae		
17. Arnica	3	A + Az + At
VII. Calenduleae		—
VIII. Eupatorieae		
18. Eupatorium	6	A + Az + At
IX. Vernonieae		—
X. Cynereae		
19. Centaurea	2	Aa (?)
XI. Mutiseae		—
XII. Cichorieae		
20. Chondrilla	11	A + Az + At
21. Cichorium	1	(Az?)
22. Crepis	11	Aa + Az + At, S + Az
23. Hieracium		
subg. Pilosella	оч. мн.	A + Az + At
subg. Euhieracium	оч. мн.	Aa + Az + At
24. Ixeris	1	A + Az
25. Leontodon	1	Aa (?)
26. Picris	1	Aa (?)
27. Taraxacum	оч. мн.	A + Az + At
28. Youngia		
sect. Crepidopsis	мн.	At

Объяснение условных сокращений:

мн.—много

оч. мн.—очень много

A—апоспория; A+Az—апоспоровая апозиготия;

Aa—апоархеспория; Aa+Az—апоархеспоровая апозиготия;

S+Az—споровая апозиготия; At—автономная форма апомиксиса;

M—ментоpальная форма апомиксиса.

Знак вопроса (?) указывает на то, что необходимо дополнительное исследование для решения вопроса о наличии апомиксиса или для установления его формы.

родов и видов с общим числом родов и видов, у которых исследован способ размножения. Такое сопоставление, проведенное по материалам сводной работы Фрикселла (Fryxell, 1957), показывает, что из 40 родов и 154 видов сложноцветных, у которых известен способ размножения, 17 родов и 65 видов являются апомиктичными. При этом следует учесть, что при таком сопоставлении все многочисленные апомиктичные виды ястребинок, ввиду их явной таксономической неравноценности сексуальным видам, были включены в подсчет, как один вид.

3. Формы апомиксиса у сложноцветных

Цитоэмбриологическое изучение механизма апомиксиса у сложноцветных, проведенное на значительном числе родов и видов, показывает, что преобладающей формой апомиксиса у сложноцветных является по нашей классификации форм апомиксиса у покрытосеменных (Хохлов, 1958, 1967б) автономная апоспоровая апозиготия, т. е. для развития семян в этом случае не требуется ни оплодотворения, ни опыления, а зародыш развивается из яйцеклетки нередуцированного зародышевого мешка, образовавшегося из археспориальной клетки.

Наряду с этой основной формой апомиксиса у некоторых видов сложноцветных описана апоархеспоровая апозиготия, при которой нередуцированный зародышевый мешок возникает из соматической клетки нуцеллюса, а зародыш — из неоплодотворенной яйцеклетки такого зародышевого мешка. У отдельных видов сложноцветных отмечена менторальная форма апомиксиса, при которой развитие зародыша обусловлено необходимостью проникновения пыльцевой трубки

в зародышевой мешок и оплодотворения центрального ядра зародышевого мешка, из которого развивается эндосперм.

У представителей рода Rudbeckia описано явление семигамии, при котором ядро спермия проникает в яйцеклетку, но не сливается с ядром яйцеклетки. Описано несколько случаев споровой апозиготии (гаплоидный партеногенез), ведущей к появлению гаплоидов.

Вообще, эмбриологическая картина апомиксиса у сложноцветных в деталях довольно разнообразна, что, вероятно, находится в связи с высокой пластичностью женского гаметофита у этого семейства. Так, у сложноцветных установлено наибольшее, в сравнении с другими семействами, число типов развития зародышевого мешка как у сексуальных видов (не менее 6 типов), так и у апомиктичных (не менее 4-х типов). На пластичность женского гаметофита у сложноцветных указывает и то, что различные типы развития зародышевого мешка могут встречаться как у разных видов одного рода (Hieracium), так и у разных особей одного вида (Erigeron).

Сравнивая эмбриологическую картину и формы апомиксиса у сложноцветных и у других семейств, в которых широко распространен апомиксис (злаки, розоцветные, рутовые и др.), можно заметить значительные различия. У злаков и розоцветных, в отличие от сложноцветных, преобладают апоархеспоровые формы апомиксиса и преимущественно менторальные, а у рутовых апогаметофитные (зародыш развивается непосредственно из соматической клетки нуцеллюса), часты автономные формы апомиксиса. Эти различия между семействами свидетельствуют о своеобразии путей перехода на апомиксис, определяемых своеобразием путей аволюции женского и мужского гаметофита в каждом семействе покрытосеменных.

4. Закономерности распространения апомиксиса в семействе сложноцветных

В пределах семейства сложноцветных так же, как и в семействе злаков (Хохлов и Малышева, 1966; 1967; Хохлов, 1967) наблюдается неравномерное распространение апомиксиса в отдельных трибах и родах.

В настоящее время между систематиками нет сколько-нибудь серьезных расхождений в разделении семей-

ства сложноцветных на трибы, но не существует единого мнения как о филогенетических связях сложноцветных с другими семействами покрытосеменных, так и о родственных отношениях триб между собой. Однако все отмечают значительную обособленность трибы Cichorieae и часто выделяют эту группу в особое подсемейство, а некоторые авторы даже в ранг отдельного семейства.

Для анализа распределения апомиктичных родов и видов внутри семейства я воспользуюсь системой сложноцветных, разработанной Кронквистом (Cronquist, 1955). В этой системе примитивной считается триба Heliantheae, вокруг которой группируются все другие трибы. Объем этой примитивной трибы в системе Кронквиста несколько больше, чем у других авторов за счет включения в нее трибы Helenieae. Родственные отношения триб иллюстрируются в виде графической схемы. В таблице 2 и на рис. 1 представлено распределение апо-

Таблица 2

Распространение апомиксиса в отдельных трибах семейства сложноцветных

Трибы	Родов			Видов			
	всего	Из них с апомиксисом		всего	Из них в родах с апомиксисом		у которых установлен апомиксис
		абс.	%		абс.	%	
1	2	3	4	5	6	7	8
1. Heliantheae	216	2(5)	1(2,5)	1787	39 (254)	2,2(14,2)	10(13)
2. Astereae	106	5(6)	5(6)	1638	221 (421)	13,5(25,0)	13(14)
3. Anthemideae	49	(4)	(8)	884	(420)	(47,5)	(3)
4. Arctotideae	11	0	0	224	0	0	0
5. Inuleae	165	2	1,4	1486	130	8,8	16
6. Senecioneae	52	1	2,0	1741	18	1,0	3
7. Calenduleae	8	0	0	120	0	0	0
8. Eupatorieae	51	1	2,0	883	400	45,0	6
9. Vernonieae	47	0	0	661	0	0	0

1	2	3	4	5	6	7	8
10. Cynereae	38	(1)	(2,6)	441	(470)	(32,6)	(2)
11. Mutiseae	66	0	0	753	0	0	0
12. Cichorieae	62	6(9)	9,7(14,5)	1404	694 (780)	49,4 (55,5)	оч. мн.
	871	17(28)	2—3	13042	1502 (2893)	11,4 (22,2)	

Цифры в скобках—предполагаемое число родов и видов, у которых может быть апомиксис

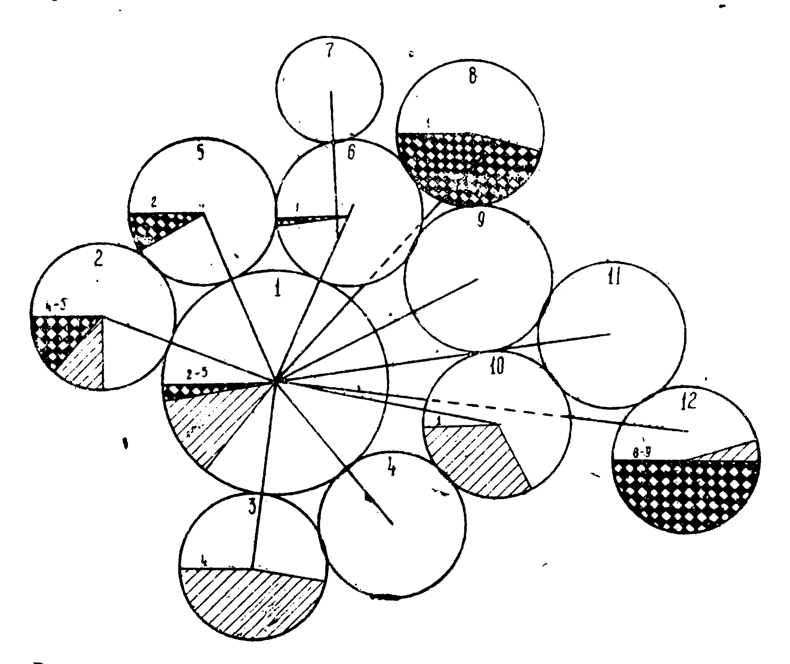


Рис. 1. Предполагаемые отношения триб сложноцветных (по Cronqust, 1955) и распространение апомиксиса. Цифры в верхней части кругов обозначают трибы: 1. Heliantheae, 2. Astereae, 3 Anthemideae, 4. Arctotideae, 5. Inuleae, 6. Senecioneae, 7. Calenduleae, 8. Eupatorieae, 9. Vernonieae, 10. Cynereae, 11. Mutiseae, 12. Cichorieae. Цифры над заштрихованной частью кругов указывают число родов, в которых обнаружен апомиксис (см. табл. 2); штриховка в клеточку — число видов в родах, у которых достоверно установлен апомиксис; косая штриховка — число видов в родах, у которых предполагается апомиксис.

миктичных родов и видов в семействе сложноцветных. В таблице и на схеме, кроме числа родов и видов, у которых установлен апомиксис, приводятся для сравнения общее число родов и видов в каждой трибе, а также число видов в родах, где обнаружен апомиксис. Последний показатель хотя и не может служить в полной мере для характеристики степени распространения апомиксиса в трибе, но он очень важен для характеристики родов, в которых встречается апомиксис, иными словами, этот показатель характеризует удельный вес в трибе родов с апомиктичными видами.

Как видно из табл. 2 и рис. 1, апомиксис установлен в шести из двенадцати триб и предполагается еще по крайней мере в двух. По абсолютному числу родов и видов, а также по удельному весу апомиктичных родов резко выделяется наиболее подвинутая в филогенетическом отношении триба Cichorieae, в которой 10—15 процентов родов имеют сотни апомиктичных видов, а общее число видов этих родов составляет половину или более всех видов трибы[1].

Значительное число родов и видов с апомиксисом установлено в трибе Astereae; в трибе Eupatorieae, состоящей из 51 рода, апомиксис известен только в одном роде — Eupatoria, но зато этот род включает почти половину (45%) всех видов трибы. В некоторых трибах (Anthemideae и Cynereae) есть основание предполагать значительное распространение апомиксиса, что, однако, должно быть проверено дополнительными исследованиями. Апомиксис установлен и в примитивной трибе Heliantheae, что свидетельствует о широком распространении апомиксиса у сложноцветных. Отсутствие известных случаев апомиксиса в четырех трибах (Arctotideae, Calenduleae, Vernonieae, Mutiseae) не является еще доказательством того, что в этих трибах вообще апомиксис не может быть, скорее всего это указывает на недостаточную изученность способов размножения.

Как правило, апомиксис у сложноцветных встречает-

[1] Данные о числе видов в трибах и родах взяты мною из работ Кирпичникова (1948), Engler and Prantl «Die naturlichen Pflanzenfamilien». Конечно, все сопоставления имеют относительный и весьма приближенный характер, так как расхождения в данных о числе видов в родах у разных авторов весьма велики, особенно, когда это касается родов с апомиксисом.

ся в родах с большим числом видов, таких как Erigeron, Eupatorium, Crepis, Taraxacum, Hieracium. Эти роды имеют и обширные ареалы. Интересно отметить, что в случаях, когда в пределах одного рода встречаются как сексуальные, так и апомиктичные виды, то апомиктичные виды распространены часто значительно шире, чем сексуальные (Beaman, 1961). Апомиксис установлен и у представителей некоторых небольших родов с ограниченным ареалом. Так, например, у рода Minuria, состоящего из 6 видов и являющегося эндемичным для Австралии.

В таксономическом отношении многие роды, в которых установлен апомиксис, весьма полиморфны, причем степень дифференциации, видимо, возрастает в родах с более широким распространением апомиксиса. Классическим примером в этом отношении является род Hieracium—самый крупный по числу видов род покрытосеменных, в котором Смолл (Small, 1919) насчитывает 6000 видов. И хотя Цан (Zahn, 1921—1923) приводит только 756 видов, но зато он различает значительное число подвидов и разновидностей. Так, для H. leptophyton он указывает 30 подвидов, для H. auriculoides—53, для H. levigetum—210, а для H. pilosella—624.

Следует отметить и еще очень важное обстоятельство. Самые крупные роды с широким распространением апомиксиса, такие как Taraxacum и Hieracium являются в то же время «наиболее вторичными, молодыми» (Козо-Полянский, 1965). И как раз в этих родах процесс апомиктизации заходит настолько далеко, что у ряда видов наблюдается редукция цветка: уменьшается размер венчика и соцветия, редуцируются пыльники и тычинки, вплоть до полного исчезновения.

Эти факты интересны не только с точки зрения исследования биологии семенного размножения; они заставляют задуматься над путями эволюции покрытосеменных, над эволюционным значением апомиксиса.

ЛИТЕРАТУРА

Кирпичников, М. 1948. Ботан. журн., 33, 3.

Козо-Полянский Б. М. 1965. Курс систематики высших растений, Воронеж.

Хохлов С. С. 1958. Докл. АН СССР, 119, 4.

Хохлов С. С. 1959. Уч. зап. Саратовского университета, 64, вып. биологический.

Хохлов С. С. 1965. Уч. зап. Ульяновского педагогич. ин-та. 20, 6.

Хохлов С. С. 1966. Совещание по проблемам апомиксиса у растений. Тезисы докладов. Изд. Саратовского университета.

Хохлов С. С. 1967а. Сб. Апомиксис и гаплоидия у покрытосеменных. 1967б. Успехи современной генетики, в. I, «Наука».

Хохлов С. С. и Н. А. Малышева. 1966. Совещание по проблемам апомиксиса у растений. Тезисы докладов. Изд. Саратовского университета.

Хохлов С. С. и Н. А. Малышева. 1967. Сб. Апомиксис и селекция. «Наука».

Beaman J. H. 1961. Amer. Journ. Bot. 48.

Cronquist A. 1955. Amer. Midland Naturalist, 53, 2.

Fryxell P. A. 1957. Bot. Rev. 23, 3.

Small P. M. 1919. New Phytolog. 18.

Zahn K. H. 1921. в кн.: Engler «Das Pflanzenreich.», IV.

Саратовский государственный
университет
им. Н. Г. Чернышевского

А. А. ЧИГУРЯЕВА

О ВНУТРИВИДОВОМ ДИМОРФИЗМЕ ПЫЛЬЦЫ

Проблема развития вида занимает одно из ведущих мест в биологии. Всесторонность подхода к внутривидовым отношениям, очевидно, требует объективного рассмотрения как прошлой («внеантропогеновой») эволюции видов, так и влияния человека на органический мир. В этом отношении определенный интерес представляет и внутривидовой полиморфизм как вегетативных, так и половых органов, в частности полиморфизм пыльцы,— явление широко распространенное в природе, представленное в изменениях фенологии (прежде всего у дихогамных цветков) физиологии, размеров, окраски, формы, структуры и т. п.

Различия в окраске пыльцы—факт, отмеченный Дарвиным для гетеростильного триморфного вида Lythrum salicaria L., у длинностолбчатых форм—желтая пыльца, у среднестолбчатых форм—зеленая и желтая пыльца. Тишлер (Tischler, 1918) отмечает, что как ни своеобразна пыльца Lythrum — с гетеростилией она ничего общего не имеет. У родственного рода Lagerstroemia тоже бывает различно окрашенная пыльца в одном цветке, но нет гетеростилии. Согласно Bodmer (1927), цвет пыльцы и длина тычинки не стоят в причинной зависимости: иногда средняя тычинка может иметь зеленую пыльцу, а длинная тычинка—желтую. Schoute (1928) высказывает мнение, что растение имеет две возможности выработать два вида пыльцы, и очень возможно, что для степени гетеростилии важнейшим фактором является рост венчика.

Различия в размерах пыльцы. Среда (свет, температура, питание и т. д.) влияет на величину пыльцы (Кузнецов, 1910, Schoch-Bodmer, 1940; Campo-Duplan, 1950 и др.). Так, например, размер пыльцы (Cruciferae)

убывает с повышением температуры (Mikkelsen, 1949), диаметр пыльцы томатов уменьшается при высокой и низкой ночной температуре (Kurtz and Liverman, 1958). Колебания размеров пыльцы в пределах вида устанавливаются: а) внутри одного и того же пыльника (Tischler, 1925; Елманов, 1951; Овчинников, 1951); б) в цветках, различно расположенных в соцветии, ветках и т. п. (Овчинников, 1951; Clausen, 1960; Шайтан, 1951 и др.). Как показали наши исследования, у Butomus umbellatus L. размеры пальцевых зерен в цветках различного яруса различны: 18,6; 29,2; 30,9; 35,8 μ; в) увеличение размеров пыльцы (и других клеток) махровых цветков (по Schwanitz, 1952) — число хромосом у махровых и немахровых цветков одинаково; г) у форм моно- и поли-плоидных обычно принималось, что у вторых форм пыльца более крупная, но бывает, что различия не наблюдается (Cucurbito maxima Duch., Vicia villosa Roth.; Weling, 1958). У полигамных видов пыльца двудомных растений крупнее, чем у однодомных. Так, например, по нашим данным, у Acer platanoides L. величина пыльцевых зерен: 30,5 и 34,8—36,2μ, у Acer tataricum L.—26,2; 30,5μ; у Fraxinus excelsior L. —21,6; 24 μ; д) у гетеростильных растений, как установил Дарвин, более крупная пыльца у короткостолбчатых цветков. Со времени Дарвина список гетеростильных растений, относящихся к 38 родам и 14 семействам увеличился незначительно и пополнился растениями Южной Африки из семейств Caesalpinaceae, Capparidaceae и Commelinaceae (Vogel, 1955).

Диморфизм пыльцы (помимо примеров Дарвина) обнаружен нами в следующих семействах.

Ephedraceae. Диморфизм пыльцевых зерен (по величине), по-видимому, обычное явление в роде Ephedra; так нами он отмечен для следующих видов: E. altissima Desf., E. americana Hubb., ex Bonpl. ex Willd., E. andiana Polpp. ex Endl., E. aspera Engelm. ex S. Wats., E. glauca Rgl., E. helvetica C. A. M., E. monostachya L., E. monosperma C. A. M., E. ochreata Miers., E. procera F. et, M., E. strobilacea Bge. (рис. 1, фиг. 1—4).

Крупные и мелкие пыльцевые зерна приводит также Beug (1956) для E. helvetica C. A. M. и E. distachya L. var. monostachya L. Stapf. При этом указывается, что оба типа пыльцы вместе с переходными формами находятся в одном спорангии, и крупные пыльцевые зерна

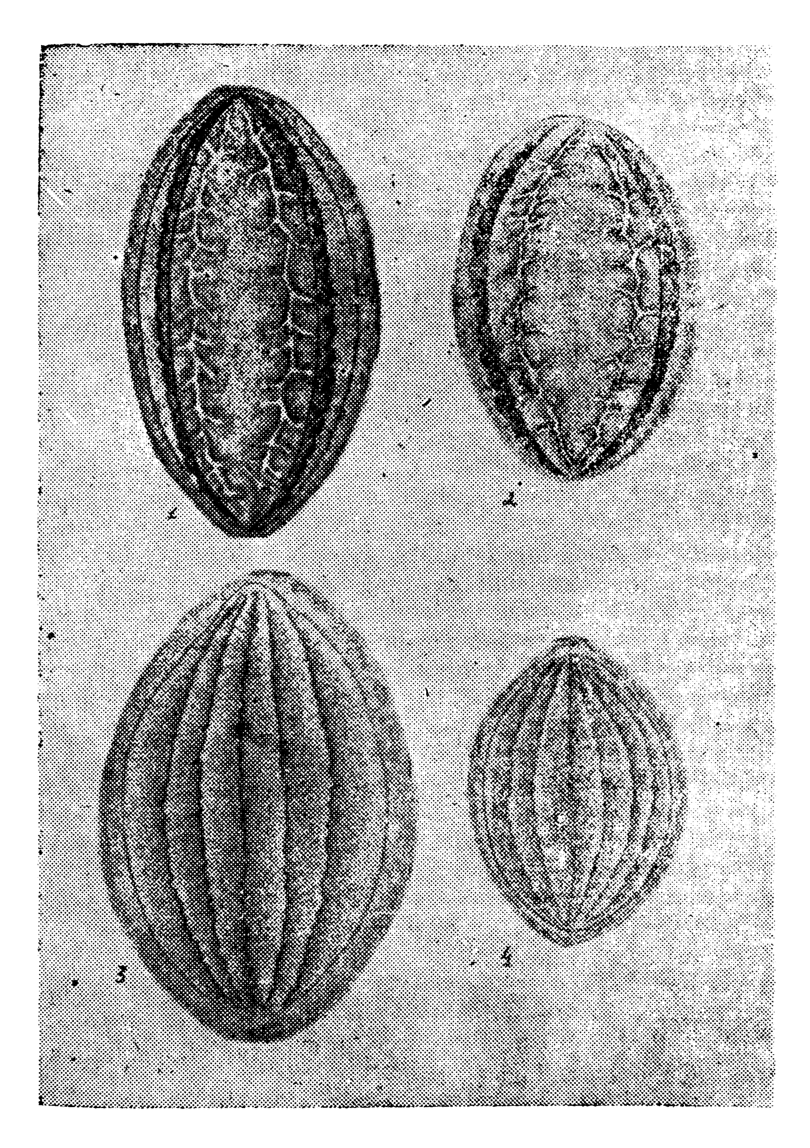


Рис. 1. Ephedraceae: фиг. 1, 2 — Ephedra glauca R., фиг. 3, 4 — Ephedra altissima Desf.

получаются в том случае, когда из материнской клетки выходят не 4, а 2,1 или 3 зерна. Данный диморфизм эфедры возникает вследствие неспособности некоторых материнских клеток образовать полноценную тетраду, и, следовательно, лежит в совершенно другой плоскости, чем диморфизм у гетеростильных растений (у Primulaceae). Деморфизм пыльцы Ephedra принадлежит скорее к образованию близнецов, двойных и четверных, как это было описано для пыльцы Pinus (Leschik, 1951; Чигуряева, 1958).

Cruciferae. При изучении пыльцы 450 видов, принадлежащих к 153 родам, нами обнаружена мелкая и крупная или трехбороздная и четырехбороздная пыльца у следующих видов: Alliaria officinalis Andrz. et M. B., Berteroa incana (G.) D. C., Coluteocarpus vesicaria (G.) Holm., Dilophia salsa Thom., Diplotaxis cretacea Koth, Diptychocarpus strictus (D. C.) Trautv., Draba brunifolia Stev., D. nemorosa L., D. tibetica Hook. f. et Thom., Erophila Krockeri Andrz., Erysimum canescens Roth., Eutrema Edwardsii R. Br., Heliophila suavissima Burch., Hesperis matronalis L., Lepidium lacerum C. A. M., L. latifolium L., L. latifolium var. glabrum, Leptaleum filifolium (Willd.) D. C., Malcolmia nana Boiss., M. intermedia C. A. M., Macropodium nivale (Pall.). R. Br., Meniocus linifolius (Stev.). D. C., Nasturtium officinale (L.) R. Br., Sisymbrium salsugineum Pall., Taphrospermum altaicum C. A. M. (рис. 2, фиг. 3—8).

Полиморфизм пыльцы у крестоцветных описывает Erdtman (1958) для Roripa silvestris (L.) Bess. и указывает, что может быть морфологические различия пыльцы связаны с препятствиями при мейозисе, или являются уродствами, или возможным наличием гибридов у крестоцветных, т. е. причина диморфизма не устанавливается.

Convolvulaceae. Из исследованных нами 33 родов и 115 видов диморфизм пыльцы обнаружен лишь у Breweria latifolia Koch., B. Burchelii Choisy, B. aquatica Gray, Calystegia hederacea Wall.

Rubiaceae. Из изученных 30 видов рода Faramea пыльца оказалась диморфной у 11 видов: Faramea alpinum Müll., F. hyaeinthiam Mart., F. Kellerii Standl., F. oblongifolia Standl., F. odoratissima D. C., F. platyceada

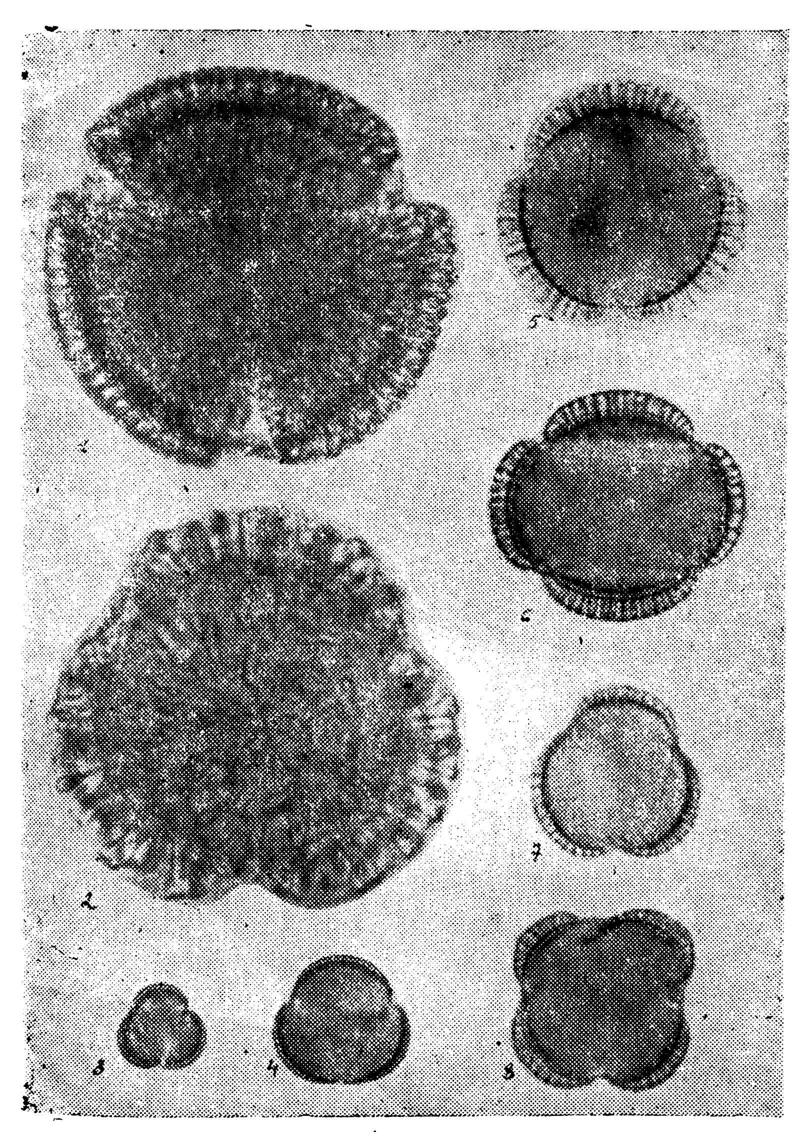


Рис. 2. Plumbaginaceae: фиг. 1, 2 — Goniolimon speciosum L. Cruciferae: фиг. 3, 4 — Erysimum canescens Roth. фиг. 5, 6 — Diplotaxis cretacea Kotov, фиг. 7, 8 — Dilophia salsa Thomson.

Müll., F. pachyantha var. Mandiulana Müll., F. pulchella, F. salicifolia Presl., F. stenopetala Mart., F. tenuiflora Müll.

Диморфизм пыльцы по размерам или количеству пор (борозд), как единичные случаи, отмечен в семействах: Betulaceae (Alnus, Carpinus, Betula), Caprifoliaceae (Linnaea borealis L., Lonicera tatarica L.), Compositae (Artemisia), Cuscutaceae (Cuscuta arvensis var. colchica), Eleagnaceae (Eleagnus angustifolia L.), Oleaceae (Fraxinus excelsior L.), Tiliaceae (Tilia) и некоторых других.

Plumbaginaceae. Диморфизм в скульптуре экзины не известен, кроме семейства Plumbaginaceae, с возможным исключением некоторых Rubiaceae. У последних диморфизм пыльцы у Faramea (вид не указан) из Бразилии установлен Müller (1869) и описан Дарвиным (Darwin, 1877). Этот случай ставится под сомнение (Baker, 1948; Bremekamp, 1963). Диморфизм пыльцы по скульптуре экзины среди изученных нами 30 видов Faramea также не обнаружен.

Диморфизм пыльцы (по структуре экзины) и рыльца в семействе Plumbaginaceae (подсемейства Staticeae) отмечен в работах ряда исследователей (MacLeod, 1887; Kulczynskii, 1932; Erdtman, 1940; Iversen, 1940; Szafer, 1955; Selling, 1947; Baker, 1948; 1950; 1953; 1954).

По мнению Иверсена, мономорфизм (связанный с отсутствием насекомых) резко отделяет арктические формы (Armeria) от европейских диморфных видов, распространенных в Средиземноморской области. Согласно Бакеру, большинство видов Limonium диморфны по пыльце и рыльцу.

Оба типа опыляются только перекрестно, поэтому регулярное появление только одного из этих неспособных к самоопылению типов, вместе с неправильным образованием пыльцы или даже с полной мужской стерильностью, но с полноценными семенами, указывает на апомиксис.

Мономорфизм связан с разорванностью ареала; секции с ограниченным непрерывным распределением обнаруживают диморфизм пыльцы и рыльца.

Из изученных нами 66 видов, относящихся к 12 ро-

дам, оказались диморфными: Goniolimon elatum Boiss., Limoniastrum monopetalum Boiss., Limonium leptostachya Boiss., L. caspium Gams., L. suffruticosum Ktze., L. decipiens Ledb., L. duvius, L. Bungei Gamajun., L. Fischeri Lincz., L. flexuosa L., L. Gmelinii Ktze., L. insignis Cass., L. tomentella Ktze (рис. 2, фиг. 1, 2).

Диморфизм пыльцы, по-видимому, явление древнее, так наши материалы по изучению пыльцы из третичных и плейстоценовых отложений СССР позволили выделить два типа пыльцы: крупные и мелкие формы у Tsuga cf. canadensis и T. cf. diversifolia, трех- и четырехбороздные у миртовых, Symploccos sp., Artemisia, Tilia, по структуре экзины — у Limonium.

Этим, безусловно, не исчерпывается все многообразие внутривидового диморфизма пыльцы. Нам хотелось лишь обратить внимание на то, что относительный «консерватизм» пыльцы представляет исследователям широкие возможности для установления направления эволюционного процесса в зависимости от биологических и эколого-географических факторов.

Внутривидовой полиморфизм пыльцы свидетельствует о высокой степени ее пластичности, а с другой стороны выступает одним из факторов, определяющих характер внутривидовых отношений.

Знание популяции вида во всем его многообразии (имея в виду и внутривидовой полиморфизм), во всех частях ареала очень важно при выборе исходного материала для селекции.

Моно-диморфные, само- и перекрестноопыляемые формы, безусловно, будут отличаться по семенной продукции, так, например, мономорфные виды Primula секции Candelabra обладают высокой степенью самооплодотворения и в культуре отличаются от диморфных обилием семян (Ernst A., 1938).

ЛИТЕРАТУРА

Елманов С. Н. 1951. Биологическое значение полиморфизма пыльцы. Автореферат. Одесса.

Кузнецов А. А. 1910. Тр. Владимирского о-ва любит. естествознания, т. III, 1.

Овчинников Н. П. 1951. ДАН СССР (новая серия), т. XXIII, 4.

Чигуряева А. А. 1958. ДАН СССР. Т. 120, 3.
Шайтан И. М. 1951. ДАН СССР, 76, 4.
Baker H. G. 1948. Nature, 161, N. 4089.
Baker H. G. 1950. (1953). Proceed, of the 7-th Intern. botanical Congress Stockholm, (1950), Uppsala, (1953).
Baker H. G. 1953a. Ann. Bot., N. S., 17, N 67.
Baker H. G. 1953b. Ann. Bot., N. S., 17, N 68.
Baker H. G.1954. Ann. and Magaz. of Nat. History, 7, 80 (12-th Series).
Beug H. J. 1956. Naturwissenschaften, 43, 14.
Bodmer H. 1927. Flora, Jena 122 (W. F. 22).
Campo-Duplan, 1950. Travaux du laboratoire forestier de Toulouse, IV, I.
Clausen K. E. 1960. Pollen et Spores, 2, n° 2.
Darwin Ch. 1877. The Different Forms of Flowers on Plants of the Same species. London.
Erdtman G. 1940. Svensk Bot. Tidskr., vol, 34.
Erdtman G. 1958. Flora, Bd. 146, H. 3.
Ernst A. 1938. Stammgeschichtliche Untersuchungen zum Heterostylieproblem. Schweizerisch. Bot. Ges.
Iversen J. 1940. Kgl. Danske Vidensk. Selsk., Boil. Meddel. XV : 8.
Kulczynski S. 1932. Acta Soc. Bot. Pol., vol, IX.
Kurtz E. B. and Liverman J. L. 1958. Bull. Torrey Bot. Club, 85, 2.
Leschik G. 1952. Senckenbergiana, Frankfurt a. M. Bd. 33, N 1.
Mac-Leod J. 1887. Bot. Centralblatt, vol. XXIX, 150—4.
Mikkelsen V. 1949. Physiol. Plant, 2.
Müller F. 1869. Botan. Zeitung, N° 27, pp. 606—611.
Selling O. H. 1947. Studies in Hawaiian pollen statistics. Part II. B. P. Bishop Museum Spec. Publ. 38, Gothenburg.
Schoch—Bodmer H. 1940. Jour. of genetics, 40, 3.
Schoute J. C. 1928. Recueil des travaux botaniques neerlandais, vol, XXV.
Schwanitz. 1952. Der Züchter, 22 : 273.
Szafer W. 1945. Starunia numer 20 Polska Akademia Umiejetnosci.
Tischler G. 1918. Flora, 111/112, Jena.
Tischler G. 1925. Zeitschr. f. Botanik 64, Jena.
Vogel S. 1955. Österr. Bot. Zeitschr., 102, 4—5.
Weiling F. 1958. Flora, Bd. 146, H. 3.

Саратовский государственный
университет им. Н. Г. Чернышевского

Г. К. БАЙКОВ

ВЛИЯНИЕ ЧУЖОЙ ПЫЛЬЦЫ НА ИЗМЕНЕНИЕ ФОРМЫ ПЛОДОВ У ЛЕЩИНЫ

Опыление имеет огромное значение в эволюционном процессе, в появлении новых форм, разновидностей и видов растений.

Еще в 1862 г. Ч. Дарвин (1950) обратил внимание на изменение размеров, формы и окраски в плодах материнского растения под влиянием пыльцы отцовского растения.

Подобные явления наблюдались И. В. Мичуриным (1948) и многими другими исследователями, работавшими по гибридизации растений (Мятковский, 1940; Авакян, Ястреб, 1948; Бабаджанян, 1949; Сергеев, 1954; Кравченко, 1955; Болотский, 1957; Анциферов, 1958 и др.).

В результате изучения лещины обыкновенной (Corylus avellana L.) в Башкирской АССР было установлено, что ею заняты значительные площади (более 100 000 га) и, несмотря на ее универсальность по хозяйственному использованию, эта порода у местных лесоводов и садоводов не пользуется популярностью.

Причину такого отношения к ней следует искать в периодичности плодоношения (хотя генеративные органы — мужские и женские соцветия — образуются ежегодно), объясняемой рядом авторов (Сергеев и др. 1961, Долгошов, 1959) незимостойкостью этого вида.

Кроме лещины обыкновенной, на территории ботанического сада Института биологии Башкирского государственного университета растут несколько кустов интродуцированной с Дальнего Востока мелкоплодной лещины манчжурской (Corylus manshurica Maxim), плодоносящей более регулярно, чем местный вид.

Это побудило нас произвести гибридизацию этих двух видов лещины с целью получения межвидового гибрида, в котором сохранились бы положительные качества родительских компонентов — регулярность плодоношения, характерная для лещины манчжурской, крупноплодность и отсутствие железистых волосков на обвертке, свойственные лещине обыкновенной.

Учитывая, что молодые растения при первом цветении легче поддаются скрещиванию, мы провели двукратное опыление женских цветков трехлетнего сеянца лещины манчжурской пыльцой лещины обыкновенной. Опыление проводилось без изоляции, т. к. поблизости от этого куста других растений лещины манчжурской не было, а на опытном кусте имелись лишь женские цветки.

Таким образом, возможность попадания пыльцы манчжурской лещины на молодое растение полностью исключалась. В результате опыления 50 цветков развились 42 завязи (до полной зрелости сохранилось 39 орехов). Орехи от искусственного опыления с оберткой и без нее отличались от плодов родительских растений.

У лещины манчжурской обвертка суживается в трубку, превышающую по длине орех, по крайней мере, в два раза и, кроме того, бывает покрыта массой железистых волосков (рис.1). У лещины обыкновенной об-

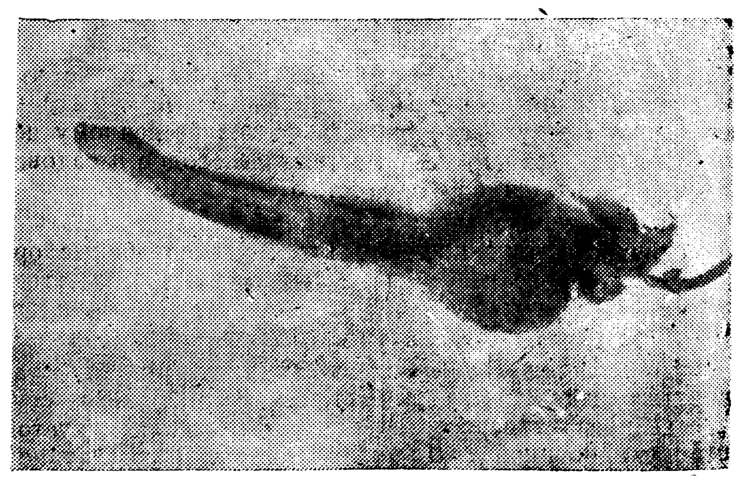


Рис. 1. Плод лещины манчжурской.



Рис. 2. Плоды лещины обыкновенной.

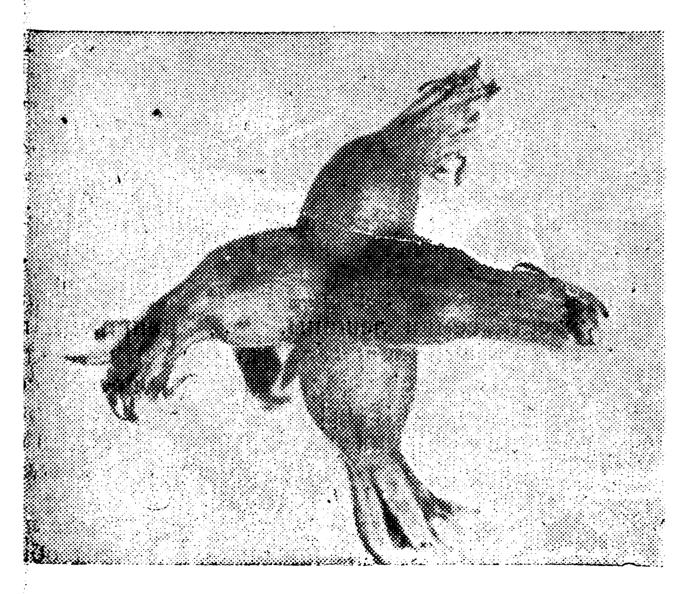


Рис. 3. Соплодие от опыления лещины манчжурской (мать) пыльцой лещины обыкновенной (отец).

вертка бывает равной, или почти равной длине ореха (рис. 2). В нашем опыте под влиянием пыльцы лещины обыкновенной развились орехи, занимающие промежуточное положение между орехами двух исходных видов (рис. 3). Во-первых, трубка обвертки стала короче и шире, чем у лещины манчжурской; во-вторых — железистые волоски отсутствовали. Орехи были мельче, чем у лещины манчжурской, а последние, как известно, в свою очередь мельче, чем у лещины обыкновенной (таблица 1).

Таблица 1

Размеры орехов лещины

№№ п/п	Виды растений	Показатели	Размеры средние из 10 измерений (в мм)	Средний вес 1 ореха в г.
1	Орехи лещины обыкновенной	Диаметр	14,04	
		Толщина	11,59	1,49
		Высота	17,19	
2	Орехи лещины манчжурской	Диаметр	11,26	
		Толщина	10,34	0,54
		Высота	12,13	
3	Гибридные орехи	Диаметр	8,46	
	(лещина обыкновенная (отец)	Толщина	7,48	0,40
	лещина манчжурская (мать)	Высота	10,98	

Влияние отцовской пыльцы, по-видимому, сказалось и на всхожести семян лещины. Так, например, после осеннего посева в грунт на следующий год наибольший процент (95%) всходов наблюдался от посева семян, полученных в результате искусственного опыления; посев семян лещины обыкновенной, выращиваемых в культуре, дал 85% всходов, а от посева семян лещины манчжурской имелось лишь 10% всходов.

На следующий год на этом же растении было проведено опыление части цветков пыльцой лещины обыкновенной, а части пыльцой лещины манчжурской, взятой с другого куста. Пыльцой лещины обыкновенной, кроме

того, были опылены женские (изолированные) цветки давно плодоносящих кустов лещины манчжурской.

Получились следующие результаты:

На сеянце лещины манчжурской обвертки плодов от опыления пыльцой лещины обыкновенной были короткие и широкотрубчатые без железистых волосков. Плоды от опыления пыльцой лещины манчжурской были сходны с плодами отцовского вида. От опыления пыльцой лещины обыкновенной женских цветков лещины манчжурской изменений в форме орехов не наблюдалось.

На основании наших опытов мы считаем, что под влиянием посторонней (отцовской) пыльцы легче изменяется форма плодов (орехов) у молодых растений при их первом цветении. У взрослых давно плодоносящих растений такое изменение может наблюдаться, но не является обязательным.

ЛИТЕРАТУРА

Абакян А. А. и М. Ястреб, 1948. Агробиология, № 5.

Анциферов Н. Г., 1958. Изменчивость признаков и свойств хлопчатника под действием пыльцы некоторых видов и родов семейства мальвовых. Автореферат дисс., Л.

Бабаджанян Г. А., 1949. Изв. АН СССР. Сер. биол., № 4.

Болотский Ю. С., 1957. Агробиология, № 6.

Дарвин Ч., 1950. Сочин., т. 6. Изд. АН СССР.

Долгошов В. И., 1959. Сад и огород, № 7.

Кравченко Л. М., 1955. Агробиология, № 2.

Мичурин И. В., 1948. Сочинения, т. 1.

Мятковский О. Н., 1940. Яровизация, № 3 (30).

Сергеев К. Д., 1954. Агробиология, № 2.

Сергеев Л. И., Сергеева К. А., Мельников В. К. 1961. Морфофизиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Уфа.

Башкирский государственный университет
Институт биологии
Уфа

ФИЗИОЛОГИЯ СЕМЯН

К. Е. ОВЧАРОВ

НАСУЩНЫЕ ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ СЕМЯН

Прорастание семян явление очень сложное и во многом еще не познанное. К. А. Тимирязев указывал, что **«Едва ли какое явление в жизни растений обращало на себя так много внимания, как именно это первое ее проявление: оно вызывало на размышление и ученых, и мыслителей, и поэтов; облечено даже каким-то покровом поэтической таинственности: мы видим в нем олицетворение самой жизни, символ пробуждения от сна и смерти»** (1949, стр. 87).

Многие покровы таинственности уже сняты. Выяснены, например, некоторые причины, препятствующие прорастанию семян. Установлено, что у одних (миндаль и др.) это связано с наличием твердых покровов семян, тормозящих поступление воды к зародышу, у других (ясень и др.) зародыш покрыт веществами, задерживающими его прорастание, а у третьих (липа и др.) он покрыт пленкой, не пропускающей кислород.

Выявлены и другие причины, тормозящие прорастание семян, и были предприняты многочисленные попытки стимулирования их прорастания при помощи разнообразных физических и химических воздействий.

Более века проводятся исследования о действии света на прорастание семян. За это время накопился огромный экспериментальный материал и были предприняты попытки научно обосновать положительную реакцию семян на воздействие света. Стремление некоторых исследователей стимулирующее действие света связать с наличием в семенах хлорофилла не увенчалось успехом. Оказалось, что и те семена, в которых отсутствует этот пигмент, положительно отзываются на

такие воздействия. На несостоятельность такой точки зрения указывал и тот факт, что стимулирование прорастания семян вызывают и те лучи, которые не поглощаются хлорофиллом. Это побудило к поискам новых фоторецепторов в семенах. И такие фоторецепторы в последние годы были найдены, причем у разных семян они оказались неодинаковыми (Kollin, 1963; Ikuma, Thimann, 1963 и др.). По мнению Тимана (Ikuma, Thimann, 1963), стимулирование прорастания семян под влиянием красного света связано с образованием фермента, который разрушает эндосперменный слой, механически ограничивающий рост зародыша. И действительно, введение в семена целлюлозы и пектиназы повышает всхожесть семян на 90%.

Но действие красного света связано не только с этим. Проведенные опыты показывают, что красный свет вызывает образование стимулятора роста-гиббереллина, который и активирует прорастание семян (Николаева, 1964). В темноте же происходит обратный процесс, который усиливается под действием инфракрасных лучей. Эти и другие факты побудили изучить отзывчивость светочувствительных семян к действию гиббереллина. Оказалось, что семена салата, гваюлы и других растений, будучи обработаны этим стимулятором роста, не нуждались в действии света и потому хорошо прорастали и в темноте.

Долгое время было загадочным и стимулирующее действие стратификации на прорастание семян. В последние годы было показано, что под влиянием низкой температуры в семенах образуются гиббереллины и др. метаболиты, которые стимулируют прорастание семян.

Я остановился на этих фактах, для того чтобы показать, что лишь глубокое изучение внутренних причин, определяющих наблюдаемый эффект, открывает широкие возможности для практического использования установленных фактов.

К сожалению, такие обстоятельные исследования еще не были проведены в отношении действия электрического поля переменного тока, ультрафиолетовых лучей, ультразвука и др. По моему мнению, одной из причин того, что электрофизические методы воздействия на семена не нашли до сих пор широкого практическо-

го использования, является то обстоятельство, что работы сразу начались вширь, а не вглубь. В результате до сих пор практике не даны точные научно обоснованные рекомендации для использования этих многообещающих методов воздействия.

Учитывая это обстоятельство, прошедшая в 1963 году сессия по физиологии и биохимии семян в своем постановлении специально указала на необходимость **«расширения исследований по изучению действия на семена света, ионизирующих излучений, ультразвука и других физических факторов воздействия, обратив при этом особое внимание на изменение обмена веществ и клеточных структур».**

Нет сомнения, что усиление корпорации физиков и инженеров с физиологами, биохимиками и практическими работниками сельского хозяйства позволит решить и эту сложную, но необходимую задачу.

Значительное внимание уделяется исследователями изучению ответной реакции семян на обработку их макро- и микроудобрениями, стимуляторами роста, витаминами и другими жизненно необходимыми соединениями. Было показано, что дополнительное обеспечение семян этими метаболитами усиливает прорастание семян и стимулирует рост проростков. Я хотел бы привести данные о действии биотина на семена кукурузы. Биотин, по сравнению с другими витаминами, почти не изучался в отношении его действия на семена, хотя несомненна и многогранна роль биотина в обмене веществ. Стоит, например, вспомнить, что этот витамин принимает непосредственное участие в реакциях карбоксилирования, в биосинтезе органических кислот и аминокислот, т. е. тех соединений, которые необходимы для нормального прорастания семян. Проведенные нами опыты показали, что дополнительное обеспечение семян кукурузы этим метаболитом усиливает многие стороны обмена веществ и заметно стимулирует рост проростков (табл. 1).

Из данных таблицы также видно, что обогащение семян биотином усиливает биосинтез витамина PP[1]. Это, очевидно, связано с улучшением окисления триптофана в формилкинуренин, в один из предшественников витамина PP, участвующего в многочисленных биохимических реакциях.

Таблица 1

Влияние биотина на рост и содержание витамина PP в проростках кукурузы «Гибрид Буковинский 3»

Варианты опыта	Длина надземной части в см	Длина корней в см	Содержание витамина PP в мг/г сухого вещества
Контроль	9,3	112,5	5,64
Биотин (0,0001%)	10,0	127,5	5,95
Биотин (0,01%)	16,5	176,0	6,14

В других опытах нами было показано, что на дополнительное обеспечение витаминами и другими метаболитами совершенно по-разному реагируют не только семена разных видов и сортов растений, но и семена, взятые с одного и того же початка или колоса.

Как известно, в создании семени принимают участие все части материнского растения, как бы «беспокоясь» о том, чтобы в новое поколение вложить все лучшее, что есть в самом растении (Овчаров и Кизилова, 1966).

В рождении семени отражаются как в зеркале благоприятные и неблагоприятные условия внешней среды и обеспеченность растений необходимыми элементами питания.

Условия выращивания сказываются еще до появления семян, когда начинают образовываться бутоны и цветы, когда происходит процесс оплодотворения. Сущность этого процесса состоит не только в том, что при этом происходит слияние мужских и женских гамет, но и в том, что образуется новое качество, отличное от качеств, участвующих в слиянии клеток. Характер оплодотворения оказывает существенное влияние и на появление разнокачественных семян (Поляков, Шмагина, Кизилова, 1964); семена в колосе, в метелке и в початке образуются не одновременно, они подвергаются неодинаковому воздействию условий внешней среды и по-разному обеспечиваются жизненно необходимыми соединениями.

Так, например, проведенные нами опыты показали, что в семенах, взятых из верхней части початка, содер-

жится значительно меньше витаминов B_1, B_2 и PP, по сравнению с семенами из нижней части початка (табл. 2), особенно из средней части початка. Такое накопление метаболитов сказывается как на прорастании семян, так и на реакции семян и проростков на те или иные воздействия. Так, при обогащении биотином семян, взятых из верхней части початка, как рост надземной части, так и корней был равен контрольному варианту. Когда же обрабатывались семена из середины початка, то прирост был заметно увеличен, но он особенно был интенсивный при обогащении семян, взятых из нижней части початка.

Таблица 2

Содержание витаминов в разнокачественных семенах кукурузы (в мкг на 1 зерно)

Часть початка	Тиамин	Рибофлавин	Никотиновая кислота
Верх	0,76	0,25	0,22
Середина	1,00	0,46	0,44
Низ	1,00	0,33	0,34

Торможение прорастания семян иногда связано не только с тем, что они покрыты непроницаемой кожурой или в них недостаточно жизненно необходимых соединений, но и наличием в семенах веществ, задерживающих этот процесс. Такими ингибиторами оказались ароматические кислоты — кофейная, коричная и феруловая, альдегиды — цитроль, бензальдегид и коричный альдегид, ненасыщенные лактоны — кумарин и скополетин, флавоновые пигменты и др. В небольших концентрациях ингибиторы могут оказаться весьма активными стимуляторами. Так, проведенные нами опыты с хлопчатником показали, что предпосевная обработка семян коричной кислотой, существенно изменяет белковый и углеводный обмен, стимулирует как прорастание семян, так и рост проростков и вегетирующих растений, способствует повышению урожая хлопка-сырца. Тормозителями прорастания оказались и такие жизненно необходимые вещества, как триптофан, индолилуксусная кислота.

витамин Р и другие, когда они накапливаются в значительных количествах. При намачивании семян содержание триптофана и других ингибиторов снижается, что способствует усилению прорастания семян. Концентрация витамина Р в семенах саксаула и др. растений уменьшается при их хранении, что также делает семена более жизненными.

Известно и много других фактов, когда введение в семена аминокислот и витаминов, органических кислот и стимуляторов роста, не усиливает, а наоборот тормозит прорастание семян и дальнейший рост растений. Не исключено, что это связано с ингибированием других реакций введенным метаболитом. В биохимии накопилось много убедительных данных, свидетельствующих о том, что конечный продукт реакции тормозит активность ферментов. Использование этих фактов применительно к обработке семян метаболитами может помочь понять причины положительного или отрицательного действия предпосевной обработки, а вместе с тем они могут указать на новые возможности решения практических задач. Вот один из таких примеров. Известно, что накопление кратоновой и др. кислот подавляет активность дегидрогеназы, которая участвовала в их биосинтезе. Оказалось, что такое же действие вызывает и сорбиновая кислота. Ингибируя дегидрогеназы, эта кислота тем самым подавляет развитие грибов и дрожжей, что нашло широкое применение для консервирования пищевых продуктов. Мы же в своих опытах использовали сорбиновую кислоту для подавления развития гриба Fusarium vasinfectum, вызывающего увядание всходов хлопчатника. Предпосевная обработка семян и, еще лучше, внесение сорбиновой кислоты в почву ингибирует дегидрогеназы гриба и подавляет его рост, в результате резко снижается заболеваемость всходов вилтом. На семена и проростки хлопчатника сорбиновая кислота не оказывает в тех же концентрациях отрицательного действия, очевидно, в силу различной природы дегидрогеназ. Положительное действие эта кислота оказывает и на кормовые бобы (см. статью Филипповой и др. на стр. 106 этого сборника).

Приведенные факты говорят о том, что хотя исследования по ингибиторам прорастания семян начались

недавно, но накопленные за это время экспериментальные данные указывают на перспективность таких работ. Эта перспективность связана не только с тем, что будут найдены новые эффективные средства стимулирования прорастания, а в случае надобности, и торможения прорастания семян; детальное изучение ингибиторов может помочь и пониманию взаимоотношений одних растений с другими.

Ингибиторы накапливаются не только в зародыше, но и в оболочке семян. Так освобождение свежеубранных семян хлопчатника от кожуры усиливает их прорастание. Выдерживание же зародыша в экстрактах из кожуры таких семян тормозит его прорастание. Оказалось, что в кожуре находятся в значительных количествах фенольные вещества, которые и задерживают прорастание зародыша. При хранении семян снижается содержание этих веществ и, вместе с тем, улучшается прорастание семян (Губанова, 1964). В других же семенах (саксаул, чогон и др.), по мере их хранения установлено заметное увеличение витамина Р в летучках. Такое чрезмерное накопление витамина Р, по мнению Ионесовой (1964), может явиться одной из причин потери всхожести семян в период их хранения.

Эти и другие факты говорят о том, что мы еще очень и очень мало знаем химический состав и физиологическую роль покровов семени, взаимосвязь между покровом семени и его содержимым. Изучение же этих вопросов имеет важное значение и для разработки рациональных способов дражирования семян, т. к. для этого необходимо знать взаимосвязь между оболочкой семени и прилегателем, а также возможность проникновения в зародыш, введенных в драже тех или иных соединений. Мне кажется, что одной из причин медленного внедрения в практику предложенных методов предпосевной обработки семян теми или иными соединениями является несовершенство метода обработки. Сколько, например, понадобится сил и труда, чтобы обработать тысячи тонн семян. А ведь нужна соответствующая тара. Нужна и благоприятная погода, чтобы обработанные семена высеять, иначе они прорастут и погибнут. И не случайно давно работают над проблемой дражирования семян. В связи с бурным развитием полимеров

выявились новые возможности покрытия семян специальными пленками (Кротова, 1964; Лобанов и Фаинцимер, 1964 и др.). Проведенные нами совместно с Гидронефтемашем работы показали, что в такие пленки можно вводить не только ядохимикаты, но и питательные вещества, стимуляторы роста и др. жизненно необходимые вещества. Такие семена в меньшей степени теряют всхожесть при хранении и обладают повышенными посевными свойствами (Яковлев и др., 1966). Кроме того, такое покрытие семян хлопчатника пленками позволяет избежать делентирования. Дражированные семена можно использовать для посева машинами точного сева. При этом нормы расхода семян значительно уменьшаются. Дальнейшее изучение физиологии дражированных семян и выяснение рациональных способов их обработки укажет на новые приемы улучшения посевных качеств семян.

При прорастании семян исследователь видит внешнее проявление протекающих на молекулярном уровне процессов превращения пластических веществ эндосперма и образование новых структур клеток зародыша. Установлено, что из аминокислот, образовавшихся при распаде белков, происходит биосинтез новых белков.

Как показали исследования последних лет, синтез белка является очень сложным и многоступенчатым. В первую очередь необходимо, чтобы аминокислоты были активированы при помощи АТФ и других богатых энергией соединений. Затем аминокислота должна быть «узнана» специфической РНК — переносчиком, после чего она при помощи фермента соединяется с РНК — переносчиком и через посредство рибосомы информация, записанная в РНК — посреднике, переводится в полипептидную цепь. Рибосомы являются местом белкового синтеза. Интенсивность этого процесса зависит от образования рибосом, от числа этих органелл. Сами рибосомы являются концентратом белка и РНК. Полагают, что около 40% веса рибосом приходится на долю РНК, а остальная на белок (Шантрен, 1963).

В настоящее время понимание сущности ростовых процессов становится невозможным без понимания роли нуклеиновых кислот в явлениях роста. Значение этих кислот в ростовых процессах вытекает уже из того

обстоятельства, что они принимают непосредственное участие в синтезе белка. Например, Семененко (1964) показал, что скорость синтеза белка проростками кукурузы, пшеницы и гороха прямо пропорциональна скорости образования РНК.

Вопрос об энергетике прорастающих семян давно привлекал пристальное внимание многих исследователей. Вначале полагали, что эта энергия доставляется в результате гликолиза. Но затем было доказано, что анаэробное дыхание в энергетическом отношении малоэффективно. Ведь всего лишь около 3% (т. е. 20 килокалорий) всей энергии, заключенной в грамм-молекуле глюкозы, превращается в энергию фосфатных связей. В этом отношении АТФ является высокоэффективным поставщиком энергии, он поистине является генератором энергии.

Свою энергию АТФ передает многим веществам, превращая их в активированные соединения. В качестве примера приведу некоторые материалы из области витаминологии, которая особенно близка мне.

Как только начинается процесс прорастания семян, так в них интенсивно происходит биосинтез витаминов, которые здесь же при помощи АТФ превращаются в соответствующие коферменты. Последние, соединяясь с белком, образуют ферменты. Так, витамин PP образует около 80 ферментов, а витамин B_2 — около 100 ферментов, принимающих участие в различных биохимических реакциях, в том числе и энергетическом обмене. Вот один из таких примеров. Полагают (Грин, 1964), что частицы, ответственные за поставку «энергетических» электронов, передают освобожденные электроны на кофермент дифосфопиридиннуклеотид (ДПН), последний же доставляет их через заполненное жидкостью пространство между мембранами к частицам, находящимся на внутренней мембране. Присоединяя электроны, молекула ДПН переходит в восстановленную форму ДПН(Н), отдавая их частицам, лежащим на внутренней мембране митохондрий, молекула ДПН-Н окисляется. Если вспомнить, что в основе ДПН лежит витамин PP, то станет понятным, что при недостатке этого витамина в семенах нарушаются ключевые звенья обмена. И наоборот, при обеспечении таких семян витамином, заметно усиливаются многие стороны обмена,

что приводит и к внешнему его проявлению — стимулированию ростовых процессов. В случае обеспечения семян витамином РР, в митохондриях возрастает его содержание. Это было убедительно показано К. П. Генкель. В митохондриях и хлоропластах образуется и АТФ, и не случайно митохондрию называют силовой станцией клетки, хотя ее функции не ограничиваются выработкой и доставкой энергии. Поэтому внимание биологов и химиков сейчас приковано к расшифровке структуры и функций митохондрий и других органелл клетки. Познание структуры и функций органелл позволит более полно представить влияние тех или иных воздействий на семена. Так, не исключено, что многие известные факты о положительном действии магния и марганца, введенных в семена, будут более глубоко поняты, если их рассматривать с точки зрения физиологической функции органелл. Ведь в настоящее время доказано, что магний, кальций и марганец поступают внутрь митохондрии, будучи соединенными с фосфорными соединениями. Когда же митохондрии подвергаются воздействию ультразвука, то фрагменты внешней мембраны разрушаются и они теряют способность переносить ионы магния, марганца и кальция во внутрь митохондрии, хотя эти мембраны и продолжают синтезировать АТФ (Грин, 1964). Эти установленные факты позволяют ближе подойти к выяснению отрицательного действия ультразвука на семена.

Приведу еще один пример. Проведенные исследования показали, что митохондрии закаленных к засухе проростков кукурузы имеют более высокую окислительную активность (Андреева, Куркова, 1965). П. А. Генкель считает (1964), что повышенная окислительная активность митохондрий является одной из причин проявления стимулирующего эффекта, наблюдаемого у закаленных растений в ранние фазы развития.

Эти и многочисленные другие примеры говорят о том, что в настоящее время открываются новые возможности для выяснения сущности процессов, происходящих в семенах. Накопленные факты, а также современные успехи физиологии растений позволяют начать более глубокие исследования по выяснению тех внутренних причин, которые обусловливают наблюдаемый внешний эффект. Выяснение этих причин не только по-

зволит объяснить положительное или отрицательное влияние того или иного воздействия на семена, но и укажет на новые подходы к проблеме стимулирования прорастания семян и усиления процессов роста растений; укажет на те решающие звенья обмена, которые обусловливают повышение устойчивости растений к неблагоприятным условиям внешней среды и способствуют получению более скороспелых и высокопродуктивных сельскохозяйственных культур.

ЛИТЕРАТУРА

Андреева И. Н. и Куркова Е. Б. 1965. Физиология растений, т. 12, в. 4, 584—587.

Богданов А. и Шакулов Р. 1965. Рибосомы. «Наука».

Генкель П. А. 1964. В сб. Биологические основы повышения качества семян с.-х. растений. «Наука», М., 189—198.

Грин Д. 1964. В кн. «Структура и функции клетки». «Мир», М.

Губанова Л. Г. 1964. В сб. Биологические основы повышения качества семян с.-х. растений. «Наука», М., 148—152.

Ионесова А. С. 1964. В сб. Биологические основы повышения качества семян с.-х. растений. «Наука», М. 146—148.

Кизилова Е. Г., Овчаров К. Е. 1965. Физиология растений, т. 12, вып. 4, 721—726.

Кротова О. А. 1964. В сб. Биологические основы повышения качества семян с.-х. растений. «Наука», М., 156—160.

Лобанов В. Я., Файнцимер Р. З. 1964. В сб. Биологические основы повышения качества семян с.-х. растений. «Наука», М., 152—156.

Николаева М. Г. 1964. В сб. Биологические основы повышения качества семян с.-х. растений. «Наука», 126—132.

Овчаров К. Е., Кизилова Е. Г, 1966. Разнокачественность семян и продуктивность сельскохозяйственных растений. «Колос», М.

Поляков И. М., Кизилова Е. Г., Шмагина М. А., 1964. В сб. Биологические основы повышения качества с.-х. растений. «Наука», М., стр. 15—21.

Семененко Г. И. 1964. К биохимии обмена нуклеиновых

кислот у высших растений. Изд-во Харьковского ун-та. Харьков.

Тимирязев К. А., 1949. Соч., т. III.

Яковлев Д. А., Ибрагимов, Павлова Л. И., Генкель К. П. и Овчаров К. Е., 1966. Хлопководство, вып. 5.

Kollin P. 1963. C. R. Acad. sci. 257, N 23, 3642—3645.

Ikuma M., Thimann K. 1963. Plant and Cell physiol, 4, N 2, 169—185.

Институт физиологии растений
Академии наук СССР,
Москва

Е. Г. КИЗИЛОВА, К. Е. ОВЧАРОВ, Н. Д. МУРАШОВА

ДЕЙСТВИЕ РАЗНОГО КАЧЕСТВА СВЕТА НА ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН КУКУРУЗЫ

В последние годы особое внимание исследователей обращено на выяснение значения качества света в прорастании семян. В опытах с семенами сосны установлено, что красный и инфракрасный свет являются антагонистами белого света (Nyman, 1963). Облучение семян красным светом стимулирует их прорастание, тогда как ИК — свет подавляет прорастание семян салата-латука (Kollin, 1963; Jkuma, Thimann, 1963), томатов (Dupoux Mondain-Monval Odile, 1963), щавеля (Vicente, Engelhardt, Sieberschmidt, 1962). Аналогичное действие оказывает и синий свет высокой интенсивности (Kollin, 1963). Ответная реакция семян на освещение меняется в зависимости от температуры.

Так, при повышении температуры от 18° до 25° отзывчивость семян щавеля на освещение красным светом увеличивается, а при дальнейшем повышении температуры (27—30°) несколько снижается. Однако почти не изучена ответная реакция физиологически разнокачественных семян на воздействие света.

В связи с этим нами были проведены опыты по выяснению влияния разного качества света на прорастание семян кукурузы. Опыты проводились в камерах фитотрона Института физиологии растений им. К. А. Тимирязева, АН СССР.

Объектом служили семена кукурузы разных фаз спелости из разных частей початка желтозерного гибрида Буковинский 3 и белозерного ВИР 25. Семена проращивались на фильтровальной бумаге в кюветах на круглосуточном освещении при 20°С. Учитывались динамика прорастания и ростовые процессы.

Опыт показал, что под влиянием разного спектраль-

ного состава света происходит неодинаковое прорастание разнокачественных семян. Семена из средней части початка лучше всего прорастали под лампами ДРЛ и на зеленом свете. На синем свете прорастание этой группы семян задерживалось. Прорастание семян из нижней части початка несколько отставало на белом (кроме фазы полной спелости) и зеленом свете. На синем свете и под лампами ДРЛ прорастание семян верхней и нижней части початка проходило сходно. Белый свет стимулировал прорастание семян верхней части початка (кроме фазы полной спелости).

Если взять семена по фазам спелости, то в общем окажется, что в начале молочно-восковой спелости лучше всего идет прорастание на белом свете. Зеленый и красный свет сильно тормозит прорастание этих семян. Семена восковой и полной спелости лучше прорастали на белом и синем свете (за немногими исключениями). Зеленый и красный свет также тормозил прорастание их в большинстве случаев, но в меньшей степени, чем у более молодых семян.

Таким образом, как по длине початка, так и по фазам спелости намечаются различия в реакции семян на качество света.

Ростовые процессы также проходят неодинаково у разнокачественных семян под влиянием света разного качества. Закономерности, в общем, сохраняются те же, которые выявлены в период прорастания семян. Так, семена начала молочно-восковой спелости наиболее интенсивно росли на белом свете и хуже на зеленом, красном и др.

У семян восковой и полной спелости наибольший прирост наблюдался на белом и синем свете (табл. 1).

Влияние качества света изучалось и у семян, имеющих разнокачественность другого типа. Многочисленные исследования показали, что одним из источников разнокачественности семян является и форма опыления-оплодотворения. При этом на формирование семян влияет не только генетическая разнокачественность сочетающихся гамет, но и физиологическое влияние пыльцы, непосредственно не участвующей в процессе оплодотворения, оказывающей так называемый «менторальный эффект» (Поляков, Кизилова, Шмагина, 1964).

Для анализа были взяты семена линий сортов Харь-

ковская белая зубовидная (ХБЗ-105-4-2-1) и Стерлинг (С-6-84-1-1-1-2). Изучались семена следующих вариантов: 1. Самоопыленные (контроль); 2. Семена материнского типа (белые), но полученные при доопылении пыльцой желтозерного сорта — Воронежская 76; 3. Семена, полученные от оплодотворения пыльцой Воронежской 76, т. е. — гибридные (желтые); 4. Семена материнского типа, но полученные от оплодотворения своей пыльцой в присутствии пыльцы кенафа.

Наблюдения показали, что самоопыленные семена линии С-6-84-1-1-1-2 прорастали хуже и дали наименьший прирост корней и ростков на всех вариантах освещения (табл. 2). Семена же, полученные при доопылении пыльцой Воронежской 76 (белые) и гибридные (желтые), лучше всего прорастали на белом и красном свете, а также под лампами ДРЛ. Наибольший прирост наблюдался при освещении желтых семян белым светом. Когда же семена получили зеленый свет, у них особенно сильно тормозился рост корней и надземной части.

Семена, полученные при доопылении пыльцой кенафа, энергичнее всего прорастали на красном свете, но в дальнейшем росте заметно отставали от вариантов с белым и синим светом.

Следует отметить, что две проанализированные линии заметно различаются по реакции на свет. У линии ХБЗ-105-4-2-1 самоопыленные семена и семена, полученные при доопылении пыльцой кенафа, заметно отстают в росте на синем свете. Прорастание белых и желтых семян заметно стимулировалось на синем и зеленом свете, тогда как у линии С-6-84-1-1-1-2 эти семена лучше прорастали на белом и синем свете. У этой линии более резкая реакция разных вариантов семян на синий, зеленый, красный свет. Особенно это проявляется в варианте с красным светом. Общим для обеих линий является наилучшее прорастание на белом свете.

Установление того факта, что по-разному пигментированные семена, т. е. содержащие как в количественном, так и в качественном отношении разные фитохромы, неодинаково реагируют на воздействие света, побудило нас провести исследования по выяснению места локализации воспринимающего эффекта.

Для решения этой задачи нами были проведены та-

Таблица 1

Влияние качества света на ростовые процессы разнокачественных семян кукурузы гибрида Буковинский 3 (учет на 5-й день)

Фаза спелости	Часть початка	Белый свет			ДРЛ			Синий свет			Зеленый свет			Красный свет		
		длина ростка (в см)	длина корня (в см)	число корней на 10 проростков	длина ростка (в см)	длина корня (в см)	число корней на 10 проростков	длина ростка (в см)	длина корня (в см)	число корней на 10 проростков	длина ростка (в см)	длина корня (в см)	число корней на 10 проростков	длина ростка (в см)	длина корня (в см)	число корней на 10 проростков
Начало молочно-восковой	Верх	4,2	12,5	24	2,0	6,5	15	2,5	8,0	18	2,8	5,3	12	2,0	4,7	13
	Середина	1,8	11,9	24	2,7	7,5	18	2,4	6,7	17	2,0	6,5	14	1,9	6,7	16
	Низ	3,4	8,0	15	2,1	6,6	18	2,1	7,8	16	1,9	4,7	10	1,5	5,4	12
Восковая	Верх	2,3	11,9	26	1,8	7,6	15	2,3	11,8	28	2,2	9,3	25	2,9	10,0	24
	Середина	3,1	11,2	26	2,0	11,1	28	2,0	7,8	23	1,4	7,1	21	1,1	4,1	16
	Низ	1,4	6,3	17	1,4	7,5	18	2,4	12,7	24	1,3	6,2	18	1,6	7,8	24
Полная	Верх	2,2	10,1	22	1,5	7,4	15	2,3	11,1	20	1,5	7,8	19	1,7	7,7	19
	Середина	1,7	7,7	20	2,2	9,4	20	2,1	10,8	23	2,4	8,9	22	1,7	8,6	21
	Низ	2,9	14,9	14	1,1	8,0	22	2,2	11,5	25	1,4	6,8	20	1,3	6,2	19

Влияние качества света на ростовые процессы семян кукурузы ли формах опыления

Варианты опыта	Белый свет				Д Р Л			
	проросло на день		длина (см)		проросло на день		длина (см)	
	2-й	3-й	ростка	корня	2-й	3-й	ростка	корня
Самоопыленные	5	65	0,9	3,4	—	65	0,3	1,3
+ Воронежская 76 (белые)	25	95	1,3	5,5	—	95	1,1	3,3
+ Воронежская 76 (желтые)	70	90	2,6	8,8	10	90	1,5	4,9
+ кенаф	10	70	1,5	4,3	—	70	1,0	2,8

Таблица 2

нии С6-84-1-1-1-2, полученных при разных
(учет на 4-й день)

Синий свет				Зеленый свет				Красный свет			
проросло на день		длина (см)		проросло на день		длина (см)		проросло на день		длина (см)	
2-й	3-й	ростка	корня	2-й	3-й	ростка	корня	2-й	3-й	ростка	корня
—	60	0,8	3,6	5	25	0,7	1,7	—	50	0,7	2,3
10	65	1,0	4,0	5	50	0,9	3,0	—	80	1,0	3,3
—	75	1,1	3,6	10	45	0,8	2,1	20	100	0,9	2,4
15	75	1,2	4,7	5	95	1,0	3,2	—	95	1,0	3,7

кие опыты. У семян кукурузы линии ХБЗ-105-4-2-1, полученные при разных формах опыления, зародыши отделялись от эндосперма и помещались в чашках Петри на фильтровальной бумаге на разный свет. Одновременно в тех же условиях проращивались целые семена.

Наблюдения показали, что зародыши из желтых семян (т. е. гибридных) в заметно большей степени реагировали на освещение по сравнению с ментированными белыми. Так, например, если у последних при освещении синим светом длина надземной части равнялась 1 см и корня 1 см, а число корней на 10 зародышей — равнялось 4, то у зародышей из желтых семян соответственно 1,4 см, 4,8 см и 15 корней на 10 зародышей. Еще большая разница наблюдалась при освещении зародышей красным и зеленым светом.

Сопоставляя данные по ростовым процессам зародышей с ростовыми процессами у семян, можно видеть, что в обоих случаях красный свет тормозил эти процессы. Иная картина наблюдается при действии коротковолновой радиации. В то время, как под влиянием синего света, при прорастании зародышей рост надземной части и корней был максимальным, при действии этого света на целые семена наблюдалось заметное отставание ростовых процессов по сравнению с белым светом.

Создается впечатление, что фитохромы, находящиеся в эндосперме тормозят прорастание семян на синем и зеленом свете. Удаляя эндосперм, а вместе с ним и фитохромы, мы создаем благоприятные условия для прорастания зародышей в условиях коротковолновой радиации.

Приведенные факты заставляют предположить, что фоторецепторы у разных семян неодинаковы, чем и обусловлена их неодинаковая реакция на разное качество света. По-видимому, различия в реакциях семян на разные участки спектра связаны не только с фитохромами, но и с иными биохимическими структурами клетки. В этом направлении проводятся дальнейшие исследования. Нам представляется, что изучение природы и физиологической роли фоторецепторов, находящихся как в зародышах, так и в эндосперме, поможет более полно выяснить механизм действия света на прорастание семян, а вместе с тем, может указать на новые возможности управления этим процессом.

ЛИТЕРАТУРА

Поляков И.М., Кизилова Е. Г., Шмагина М. А. 1964. — В кн.: «Биологические основы повышения качества семян с.-х. растений». «Наука», стр. 15—21.

2. Gumming B. G. 1963. Spp. Canad. I. Bot., **41.** N 8, 1211—1233.

3. Dupoux Mondain-Monval Odile, 1963, G. r. Acad. Sci., **257,** N 23, 3646—3648.

4. Jkuma M. Thimann K. 1963. Plant and cell physiol, **4,** N 2, 169—185.

5. Lipp A. E., Ballard L. A. 1963. Austral. J. Biol. Sci, **16,** N 3. 572—584.

6. Negbi M., Koller D. 1964. Plant Physiol. **39,** N 2, 247—253.

7. Nyman B. 1963. Studia forest suec. N 2, 164.

8. Kollin P. 1963. C. R. Acad. Sci., **257,** N 23, 3642—3645.

9. Schulz R., Sister, Klain R. 1963. Amer. J. Bot. **50,** N 5, 430—434.

10. Vicente M., Engelhardt M., Silberschmidt K. 1962, Phyton, **19,** N 2, 163—167.

Украинский н.-и. институт
растениеводства, селекции и
генетики
Харьков

Институт физиологии растений
Академии наук СССР.
Москва

К. П. ГЕНКЕЛЬ

ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ АНТИМЕТАБОЛИТОВ НА РОСТ ПРОРОСТКОВ

В последние годы все больше и больше внимания уделяется установлению естественных ингибиторов роста, а вместе с тем, выявлению таких веществ, которые бы являлись антиметаболитами жизненно необходимых соединений.

К сожалению, остается почти неисследованным действие антиметаболитов на прорастание семян. С целью решения некоторых из этих вопросов нами был осуществлен ряд опытов. В первую очередь предстояло выяснить ответную реакцию однодольных и двудольных растений на обработку их антиметаболитами. Испытывались следующие вещества: гидроксиламин ингибитор витамина B_6, изоникотингидразид (инг. тубазид) — ингибитор никотиновой кислоты, далапон и трихлоруксусная кислота, являющиеся ингибиторами β-аланина и пантотеновой кислоты.

Опыты проводились с огурцами сорта Нежинские и кукурузой сорта ВИР-42. Семена огурцов и кукурузы сутки замачивались в растворах антиметаболитов, а затем выращивались при температуре 26° на чашках Петри как на свету, так и в темноте.

Учет всхожести показал, что все эти вещества не влияют на всхожесть огурцов, тогда как кукуруза теряет ее при действии антиметаболитов в больших концентрациях. Например, при обработке далапоном (0,5%) — всхожесть 24%, трихлоруксусной кислотой (0,5%) — всхожесть 20%, гидроксиламином (0,5%) — всхожесть 16%.

На 5-й день был проведен учет ростовых процессов. Оказалось, что у огурцов подавления роста надземной части не происходит во всех вариантах, кроме

гидроксиламина (0,5%). В этом варианте рост надземной части снижен почти в 2 раза. Еще ярче выражено ингибирующее действие у корней. Так, в контроле длина 10 корней составляет 62,4 см, а в вариантах с далапоном (0,5%) — 16,7 см, трихлоруксусной кислотой (0,5%) — 7,5 см, гидроксиламином — 5,0 см.

У кукурузы происходит подавление роста как корней, так и надземной части. При этом было показано, что испытанные ингибиторы в условиях света и темноты оказывают совершенно различное действие на огурцы и кукурузу. Так, если на свету далапон в концентрации 0,05% несколько снижает рост надземных частей и почти в 2 раза снижает прирост корней, то в темноте рост корней кукурузы, наоборот, увеличивается почти в 3 раза. Менее токсичными в условиях темноты оказываются и трихлоруксусная кислота, и гидроксиламин. Это нельзя сказать в отношении огурцов. На эту культуру исследуемые ингибиторы оказывают менее токсическое действие как в тех, так и других условиях, а гидроксиламин в концентрации 0,05% в заметно меньшей степени ингибировал рост на свету по сравнению с темнотой. Возможно, что на свету он усваивается и используется проростками для новообразования аммиака и аминокислот. В высоких же концентрациях гидроксиламин блокирует активность ферментов, принимающих участие в образовании аминокислот, нарушает биосинтез белка и тормозит ростовые процессы. Еще в большей степени подавляются ростовые процессы при введении в семена изоникотингидразида (тубазид). Так, если под влиянием гидроксиламина (0,1%) рост корней даже несколько усиливается, то при обработке семян такой же концентрацией тубазида как образование, так и рост корней сильно подавлены. Резко задержан и рост надземных частей.

Таким образом, исследуемые ингибиторы, не задерживая прорастания, в то же самое время тормозят ростовые процессы. В связи с этим мы попытались уменьшить ингибирующее действие испытуемых веществ, путем обогащения соответствующими метаболитами.

В 6-дневном возрасте растений к тем вариантам, где были высокие дозы ингибиторов (0,5%) и сильно был подавлен рост проростков, добавлялись витамины в чашки Петри из расчета 5 мл 0,5% раствора. В чашки, где

семена обрабатывались гидроксиламином (0,5%), добавлялся раствор витамина B_6 (0,5%), а в варианте с тубазидом — витамин PP (0,5%).

Наблюдения, проведенные на пятый день после обработки, показали, что у проростков кукурузы из семян, обработанных гидроксиламином, верхушки некротированы и концы подсохли. В случае же добавления витамина B_6 этого не наблюдается. Наоборот, в данном случае надземная часть сохранилась зеленой, хотя рост корневой системы несколько задержан.

В опытах с огурцами гидроксиламин (0,5%) сильно задержал рост основного корня и усилил образование корней второго порядка, а в варианте гидроксиламин (0,5% + витамин B_6 0,5%) задержано развитие корней 2-го порядка.

Особое внимание нами было обращено на изучение ответной реакции семян на воздействие далапона. Как известно, далапон в последнее время считают наиболее перспективным для уничтожения злаковых сорняков в посевах сахарной свеклы, хлопчатника и других.

Было развито представление (Hilton, Jansen a. Gentner, 1958), согласно которому алифатические хлоросодержащие карбоновые кислоты (например, далапон и трихлоруксусная кислота) препятствуют синтезу пантотеновой кислоты в растении (Hilton, Ard, Jansen a. Gentner, 1959).

Пантотеновая кислота играет очень важную роль в обмене веществ. В прорастающих семенах свободная форма пантотеновой кислоты переходит в связанную, дающую начало коферменту А, который принимает непосредственное участие в превращении органических кислот и в образовании жиров.

Исходя из важной физиологической роли β-аланина в синтезе пантотеновой кислоты и последней — в превращении ацетата и других соединений, нами были предприняты опыты по изучению взаимодействия между далапоном и этими метаболитами.

Проведенные нами лабораторные опыты показали, что введение в семена β-аланина, повышает устойчивость к далапону проростков огурцов, пшеницы, свеклы и др. В качестве примера приведем данные с огурцами (табл. 1).

Таблица 1

Ответная реакция семян огурцов сорта Нежинские на обработку их далапоном совместно с β-аланином

Варианты опыта	Длина надземной части в см	Длина корня в см
Контроль	6,8	7,2
Далапон (0,5%)	3,4	2,3
Далапон (0,5%) + β-аланин (0,05%)	4,1	3,0
Далапон (0,5%) + β-аланин (0,5%)	5,6	8,1

Эти данные показывают, что по мере увеличения концентрации β-аланина, действие далапона заметно снижается. Подобное явление имеет место и в случае обработки семян далапоном совместно с пантотеновой кислотой (табл. 2).

Таблица 2

Снятие ингибирующего действия далапона (опыты с кукурузой сорта ВИР-42 и огурцами сорта Нежинские)

Расчет на 10 растений. **4-дневные проростки**

Варианты опыта	Огурцы		Кукуруза	
	длина надземной части в см	длина корней в см	длина надземной части в см	длина корней в см
Контроль	15,5	26,5	24,0	90,0
Далапон (0,05%)	8,5	14,5	17,5	71,3
Далапон (0,05% + пантотеновая кислота)	11,5	16,2	21,5	78,0
Пантотеновая кислота (0,05%)	14,0	23,5	26,5	82,5

Как показали исследования (Hilton, Ard, Jansen a. Gentner 1959), гербицидное действие далапона в значительной степени связано с тем, что он тормозит активность фермента, принимающего непосредственное участие в образовании пантотеновой кислоты.

Не исключено, что может иметь место нарушение и других звеньев обмена веществ. В этой связи нами были проведены исследования по выяснению действия далапона на биосинтез белка и некоторых витаминов и интенсивность дыхания. Так, если в 3-дневных проростках контроля содержалось белка 101,9 мг/г, то в варианте с далапоном — 84,24 мг/г. Действие же далапона совместно с пантотеновой кислотой приводит к некоторому восстановлению образования белка (90,86 мг/г). Возникает предположение, что появление хлорозных листьев у проростков, обработанных далапоном, связано с нарушением синтеза белка. При обработке же пантотеновой кислотой восстанавливаются, более или менее, эти процессы и не наблюдается потери хлорофилла. Существенные изменения наблюдаются и в содержании витаминов. Торможение ростовых процессов под влиянием как далапона, так и трихлоруксусной кислоты сопровождается понижением накопления аскорбиновой кислоты в проростках, тогда как содержание витамина B_2 и особенно витамина B_1 резко увеличивается.

Обращает на себя внимание тот факт, что при совместной обработке семян далапоном и пантотеновой кислотой больше всего накапливается этих витаминов в проростках. Нам трудно объяснить этот факт, но, несомненно, он представляет значительный интерес как для выяснения действия далапона на обмен веществ, так и для изучения взаимосвязи между пантотеновой кислотой, с одной стороны, и витаминами B_1 и B_2 с другой.

Приведенные материалы указывают на перспективность исследований действия антиметаболитов на семена, так как такой подход может подсказать причины естественного торможения прорастания некоторых семян, а вместе с тем указать на новые пути стимулирования, а в случае надобности и торможения прорастания семян.

ЛИТЕРАТУРА

Овчаров К. Е., 1964. Витамины растений, М.

Чкаников Д. И., 1959. Известия ТСХА, № 5.

Hilton J. L., Jansen L. L. a. Gentner W. A., 1958. Plant Physiol., v. 33, 1, 35—45.

Hilton J. L., Ard J. S., Jansen L. L., a. Gentner W. A., 1959. Weeds, 4, 381—396.

Институт физиологии растений
АН СССР
Москва

С. С. КОЛОТОВА, К. Ф. ФИЛИППОВА, К. Е. ОВЧАРОВ

ВЛИЯНИЕ СОРБИНОВОЙ КИСЛОТЫ НА ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН И ИХ МИКРОФЛОРУ

Известно, что на процессы прорастания семян и дальнейший рост растений, особенно в неблагоприятных условиях внешней среды, оказывают влияние эпифитные микроорганизмы.

При набухании и прорастании семян эпифитная микрофлора оказывает положительное влияние своими продуктами жизнедеятельности на развитие проростков. Но с ростом корешка эпифитная микрофлора вытесняется почвенной.

Наряду с полезными микробами развиваются и микроорганизмы — ингибиторы. Чаще всего растения поражаются фузариозом, особенно хлопчатник, виноградная лоза, огурцы, кукуруза и др.

Изыскание средств подавления отдельных групп микроорганизмов имеет важное значение как для уничтожения патогенных микробов, так и улучшения прорастания семян и получения здоровых всходов в неблагоприятных условиях среды.

В этом отношении перспективными являются непредельные жирные кислоты и их соли, которые избирательно действуют на грибы, дрожжи и бактерии и не оказывают отрицательного действия на высшее растение. Из них наиболее известна сорбиновая кислота и ее соли, широко применяемые в пищевой промышленности для консервирования соков и предохранения порчи сыров и других продуктов.

В 1965 г. нами была проведена работа по изучению влияния кальциевой соли сорбиновой кислоты на прорастание семян огурцов и их микрофлору. Опыты проводились на карбонатной почве (pH=6,8). Повторность опыта трехкратная, площадь делянок по 10 кв. м.

Семена огурцов (сорт Муромские) замачивались в растворе сорбита кальция в течение 24 часов. Применялись растворы в концентрации: 0,02, 0,04, 0,08%. Контролем служили семена, замоченные в воде.

Посев семян проводился 17.VI в рядки, расположенные друг от друга на расстоянии 1 м. Погодные условия для развития растений были не особенно благоприятны. Сразу же после посева началось похолодание и дожди. Всходы получились недружные. Дальнейшее развитие растений проходило при сухой и жаркой погоде. С начала цветения и до конца вегетации шли дожди с понижением температуры. Всходы начали появляться на 6-й день после посева. Наибольшее число их появилось на 10—11-й день и составило от количества высеянных семян: в контроле 27,6, в вариантах с сорбитом кальция 0,02%—48,7; 0,04—55 и 0,08—36,2%. Появившиеся проростки в вариантах с 0,02 и 0,04% сорбита кальция были, как и в контроле с нормальными зелеными листьями, а в варианте с 0,08% листья проростков были скручены и меньшего размера.

Цветение растений началось 15 июля, а к 22/VII зацвели все растения. В фазе цветения растения, обработанные сорбитом кальция, значительно отличались по весу и виду от контрольных (особенно в вариантах с дозой препарата 0,02 и 0,04%) более длинным и разветвленным стеблем с большим количеством листьев, соцветий и завязей, и более мощной корневой системой. Так, если в контроле одно растение весило 179,1 г, то в этих вариантах соответственно 278,5 и 730,4 г.

Урожай огурцов учитывался 4 раза: 16/VIII, 21/VIII, 28/VIII и 7/IX. Он в сумме был выше также в этих вариантах (табл. 1).

Таблица 1

Влияние сорбита кальция на урожай огурцов (в г)

Вариант опыта	Количество огурцов с 1 растения	Вес огурцов с 1 растения	Урожай в % к контролю
Контроль	3,6	161,6	100
Сорбит кальция (0,02%)	4,2	187,7	116,3
Сорбит кальция (0,04%)	4,3	206,6	128,1
Сорбит кальция (0,08%)	2,8	128,7	79,8

Увеличение урожая получилось за счет большего количества огурцов, собранных с одного растения, и большего их веса. Отмечается также и более высокое содержание аскорбиновой кислоты в огурцах вариантов с сорбитом кальция.

Результаты изучения ризосферной микрофлоры показали, что сорбит кальция не оказывает существенного влияния на развитие аммонифицирующих бактерий в ювенильную фазу растений, но значительно стимулирует их развитие в фазу цветения. Количество аммонифицирующих бактерий здесь возрастает в 5,6 раза.

Число нитрифицирующих бактерий и Closterium pasteurianum во всех вариантах остается более или менее одинаковым и достигает 1 400 000 клеток в 1 г почвы. Во всех вариантах опыта в ризосфере огурцов в фазе 3—4 листа обнаруживается очень много дрожжевых грибков. Актиномицетов в этой фазе развития растения очень мало (от 21 до 150 тыс.), но к концу вегетации количество их возрастает до 2,5 млн. клеток. В течение вегетационного периода меняется также и видовой состав ризосферных микроорганизмов: если в начале вегетации преобладают бесцветные формы, то к осени — окрашенные.

Количество аминонакопителей в ризосфере огурцов, под влиянием предпосевной обработки семян сорбитом кальция, во все сроки выше, чем в контроле, особенно в варианте с концентрацией этого препарата равной 0,04%. В опытных вариантах и, главным образом, в последнем варианте хроматографическое пятно было ярче и большего размера, чем в контроле.

Предпосевная обработка семян огурцов сорбитом кальция значительно снижает количество гриба фузариум во все фазы развития (табл. 2).

Таблица 2

Количество гриба фузариум в ризосфере огурцов

(в тыс. на 1 г почвы)

Вариант опыта	3—4 листа	Бутонизация	Цветение
Контроль	15,0	26,0	200
Сорбит кальция (0,02%)	2,0	18,0	35
Сорбит кальция (0,04%)	1,5	13,0	25
Сорбит кальция (0,08%)	2,5	9,9	45

Приходим к следующим выводам:

1. Предпосевная обработка семян огурцов сорбитом кальция в концентрациях 0,02 и 0,04% стимулирует всхожесть семян.

2. Сорбит кальция оказывает влияние и на микрофлору ризосферы: способствует развитию актиномицетов и бактерий-аминонакопителей, но подавляет фузариум.

Пермский государственный
университет
им. А. М. Горького.

Институт физиологии растений
Академии наук СССР

Т. К. ЗЕЛЕНЧУК

К ВОПРОСУ О БИОЛОГИИ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН ЛУГОВЫХ ЗЛАКОВ И БОБОВЫХ В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ

Некоторые вопросы биологии прорастания семян дикорастущих злаков и бобовых, произраставших на лугах в условиях равнины западных областей УССР, мы изучали в течение ряда лет (с 1953 по 1964 гг.) в лабораторных условиях. В разные годы изучались следующие вопросы: всхожесть семян и ее изменчивость по годам и сезонам (периодичность); продолжительность их прорастания; период покоя; сохранение жизнеспособности в лабораторных условиях; влияние некоторых термических и механических факторов на прорастание семян и н. др.

Результаты исследований[1]

Как показали наши опыты, примерно половина исследуемых видов злаков имеет довольно высокую среднюю (за три года) всхожесть (54—100%) и энергию прорастания семян (Agrostis alba, Anthoxanthum odoratum, Bromus mollis, Dactylis glomerata, Deschampsia caespitosa, Festuca pratesis, F. rubra, Holcus lanatus и Phleum pratense).

Низкая всхожесть (8—40%) и энергия прорастания семян отмечены у Briza media, Digraphis arundinacea, Glyceria plicata, Molinia coerulea, Poa pratensis и P. trivialis. Семена Helictotrichon pratensis из трехлетних

[1] Методики, используемые нами в исследованиях, опубликованы в предыдущих наших работах (Зеленчук, 1959; Зеленчук и Гелемей, 1963, 1965).

сборов вовсе не прорастали за время опытов (380 дней).

Всхожесть семян исследуемых четырех видов бобовых (Medicago lupulina, Trifolium pratense, T. repens и T. fragiferum) за три года исследований (1953, 1954, 1955) была очень низкой и составляла всего лишь 14—40%.

Трехлетние опыты показали также большие колебания в прорастании семян отдельных видов по годам. Так, в среднем для злаков амплитуда колебаний всхожести за три года составляла 36—71%, а для бобовых 14—40%. Из злаков всхожесть мало изменялась по годам только у Phleum pratense, а из бобовых у Trifolium fragiferum.

Такие колебания прорастания семян отдельных видов растений в разные годы обусловлены, по-видимому, рядом факторов: погодными условиями в период созревания семян, биологией видов, условиями прорастания и др.

Физически зрелые семена большинства луговых злаков не способны прорастать сразу после сбора, а только лишь после определенного периода времени (периода покоя), продолжительность которого бывает неодинаковой у разных видов растений. Различия эти, по нашему мнению, обусловлены физиологическими особенностями каждого вида, возникшими в результате приспособления к условиям внешней среды на протяжении эволюционного развития.

По глубине периода покоя исследуемые нами злаки можно разделить на четыре группы:

1. Виды с относительно непродолжительным периодом покоя (30—60 дней): Arrenatherum elatius, Briza media, Festuca rubra, F. sulcata, Phleum pratense и Dactylis glomerata.

2. Виды со средним периодом покоя (70—150 дней): Festuca pratensis и Lolium perenne.

3. Виды с длительным периодом покоя (300—800 дней): Deschampsia caespitosa и Poa trivialis.

4. Виды с очень длительным периодом покоя (1000—1400 дней): Agropyrum repens, Agrostis alba, Digraphis arundinacea, Holcus lanatus и Poa pratensis.

Вовсе или почти вовсе не прорастали в наших опытах только семена Molinia coerulea.

Выделяя эти группы, мы должны все же отметить, что некоторое количество семян (2—20%) в каждой из них прорастает сразу после сбора. Это свидетельствует, как нам кажется, о биологической неоднородности семян даже в пределах одного вида, возникшей, по-видимому, в результате приспособления к условиям среды на протяжении исторического развития вида, а также неравномерным созреванием семян, условиями обмолота и пр.

Семена исследуемых 9 видов бобовых прорастали сразу после сбора. Однако в первый срок посева на протяжении 30 дней бобовые прорастали очень медленно и в незначительном количестве (8—26%). Во второй срок посева, т. е. через 60 дней после сбора, процент проросших семян резко увеличивался (иногда в два раза и больше) почти у всех видов. После осеннего максимума всхожести (в год сбора), не превышавшего обычно 20—53%, уже при третьем и особенно четвертом посеве, т. е. через 90—120 дней после сбора, всхожесть семян почти всех наших бобовых снижается на 50% и больше. При дальнейших 40—46 сроках ежемесячного посева семян бобовых, всхожесть их была очень низкой и почти не изменялась до конца опыта.

Такой характер прорастания семян бобовых, по нашему мнению, можно объяснить особенностями строения их семенных оболочек («твердые семена»), поскольку физиологический, глубокий покой у них отсутствует.

Прорастание семян большинства видов злаков характеризуется обычно волнообразной кривой, которая показывает то снижение, то повышение всхожести в отдельные месяцы проращивания, независимо от периода года. При этом, большей частью, повышение или снижение всхожести по месяцам не совпадает в отдельные годы наблюдений. Такие явления мы отмечали преимущественно у видов с относительно непродолжительным периодом покоя, высокой всхожестью (90—100%) и энергией прорастания. В эту группу следует отнести: Arrenatherum elatius, Briza media, Dactylis glomerata, Festuca pratensis, F. rubra, F. sulcata, Lolium perenne и Phleum pratense. Семена этих видов имели нормальную всхожесть уже осенью в год сбора.

Другую группу злаков, по характеру кривой прорастания семян, составляют: Agropyrum repens, Agrostis

alba, Deschampsia caespitosa, Digraphis arundinacea, Poa pratensis, P. trivialis и Holcus lanatus. Семена этих видов в год сбора осенью имели очень низкую всхожесть, иногда несколько процентов. Резкое повышение всхожести наблюдалось у них только в марте—апреле и реже в ноябре, на второй год после сбора семян.

Способность же семян дикорастущих растений более всего прорастать весной или осенью, сезонность прорастания, на которую указывают некоторые авторы, в наших опытах недостаточно выражена. Частично это явление имело место лишь у некоторых видов злаков с невысокой и средней всхожестью (40—70%) и более продолжительным периодом покоя семян. В отношении же неравномерности и растянутости прорастания семян (волнообразная кривая) дикорастущих растений, то это явление мы склонны объяснять своеобразным приспособлением их к условиям внешней среды.

На жизнеспособность семян исследуемых видов большое влияние оказывали также сроки хранения их в лабораторных условиях.

В наших опытах относительно хорошее сохранение всхожести на протяжении семи лет отмечено у трех видов злаков (из 16 исследованных) — Holcus lanatus, Lolium perenne и Phleum pratense. Всхожесть их семян после шести лет хранения составляла еще 76—84%. Максимум всхожих семян у Lolium perenne (96—97%) и Phleum pratense (98—99%) отмечен на 2-м, 3-м и 4-м году хранения, а у Holcus lanatus (92%) только на 4-м году. Таким образом, всхожесть семян этих видов снизилась в конце опыта всего на 10—19% от максимальной. У остальных видов, после некоторых максимумов всхожести, наблюдалось более или менее резкое ее падение.

После двух лет хранения, всхожесть семян значительно снизилась только у Briza media и Festuca rubra, тогда как у оставшихся видов злаков заметное снижение всхожести отмечалось лишь на четвертый и пятый годы хранения, а у Agrostis alba даже на шестом году.

Большие потери всхожести семян (на 40—60% к максимальной) на седьмом году хранения были у Agropyrum repens, Agrostis alba, Arrenatherum elatius, Dactylis glomerata, Festuca pratensis и Poa pratensis. Наивысший процент всхожих семян отмечен для Arre-

natherum elatius в первый год сбора (83%), Dactylis glomerata (73%) — на второй год, Festuca pratensis (92%) — на третий год и для Agropyrum repens (44%), Agrostis alba (60%), Poa pratensis (32%) — на четвертый год хранения.

Полную потерю всхожести семян отмечали в начале седьмого года хранения у Festuca rubra, Festuca sulcata, Briza media, Deschampsia caespitosa, Digraphis arundinacea и Poa trivialis. Максимум всхожих семян (52—92%) эти виды дали на 2-м, 3-м и реже (Digraphis — 33%) — на 4-м году хранения.

Семена Molinia coerulea в наших опытах совсем не прорастали, а с каждым годом постепенно сгнивали. За 6 лет хранения сгнило 95% ее семян.

Всхожесть семян девяти видов исследуемых бобовых (кроме Lathyrus pratensis) в целом, как мы уже отмечали, была очень низкая и почти не изменялась с годами хранения.

Следует считать, как это отмечается и в литературе (Якушева, 1947; Мещеряков, 1957 и др.), что семена дикорастущих, в частности мелко-семенных бобовых, способны сохранять всхожесть на протяжении очень длительного времени в связи с наличием в их составе твердых семян.

Чередование низких температур с высокими на прорастание набухших семян в наших опытах дало отрицательные результаты. Почти у всех исследуемых злаков и бобовых наблюдалось значительное снижение всхожести семян. В целом, снижение всхожести от промораживания набухших семян, по сравнению с контролем, составляло от 30% до 100% для злаков и от 2% до 24% для бобовых.

Нарушение целостности семенных покровов исследуемых бобовых, путем перетирания с сухим кварцевым песком, очень резко повышает энергию прорастания и всхожесть их семян. Так, у девяти наших бобовых всхожесть повысилась с 3,5—23% (контроль) до 85—100%.

В заключение отметим, что полученные нами данные следует учитывать в практике луговодства и лугового семеноводства.

ЛИТЕРАТУРА

Зеленчук Т. К. 1959. Сб. «Рост растений», изд-во Львовск. ун-та.

Зеленчук Т. К., Гелемей С. О. 1963. Укр. бот. ж., т. XX, № 4.

Зеленчук Т. К., Гелемей С. О. 1965. Укр. бот. ж., т. XXII, № 3.

Мещеряков Д. П. 1957. Изв. Тимир. с.-х. акад., № 2.

Якушева Е. И. 1947. Селекция и семеноводство, в. XIV, № 1.

Львовский зооветеринарный
институт

Л. А. СМИРНОВА

ЭКОЛОГИЯ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН НЕКОТОРЫХ ДИКОРАСТУЩИХ ВИК

Многолетние дикорастущие вики, произрастающие на естественных сенокосах и пастбищах, являются ценными кормовыми травами и представляют значительный хозяйственный интерес.

Имеется много работ, освещающих экологические, хозяйственные и морфологические особенности видов однолетних и многолетних вик. Хорошую облиственность, поедаемость животными, долгое сохранение на природных сенокосах и неприхотливость к почвам отмечает В. П. Чехов (1935) и В. В. Уткин (1963). Способность горошка лесного и заборного давать ранне-весенний корм и быстро отрастать после скашивания отмечает В. М. Рускова (1962). М. В. Голдо (1955) и Р. К. Айдарова (1954) рекомендуют введение в культуру горошка тонколистного, мышиного, заборного, волосистого.

Несмотря на целый ряд хозяйственно полезных свойств, дикорастущие вики почти не введены в культуру. Причинами, препятствующими введению в культуру этих растений, являются, на наш взгляд, главным образом биологические свойства семян — быстрая осыпаемость после созревания и высокий процент твердых.

Биологическая роль твердых семян состоит в том, что благодаря им обеспечивается более надежное существование в естественных условиях (Филимонов, 1961). При возделывании растений твердые семена мало желательны, так как они задерживают прорастание и снижают всхожесть. Вопросы твердосемянности в широком плане рассмотрены А. В. Попцовым (1953, 1965).

Изучение свойств семян дикорастущих вик представляет большой теоретический и практический интерес.

Наши опыты с дикорастущими виками проводились в 1964 и 1965 годах со следующими видами: Vicia sepium L. (горошек заборный), V. cracca L. (г. мышиный), V. tenuifolia Roth. (г. тонколистный), V. multicaulis Led. (г. многостебельный), V. silvatica L., (г. лесной), V. angustifolia L., (г. узколистный), V. hirsuta F. F. Gray., (г. волосистый).

Выявлялась лабораторная и полевая всхожесть свежеубранных семян и хранившихся разные сроки. Опыты проводились с семенами молочной, восковой и полной спелости. Полевые опыты велись в учлесхозе «Предуралье» Пермского университета (Кунгурский район). Испытывались три срока сева: весенний, летний и осенний. Все опыты проводились под руководством А. М. Овеснова.

Результаты лабораторных опытов со свежеубранными семенами, проращивавшимися на 2—3-й день после сбора, показали существенные различия в их всхожести. Ряд видов имел семена с высокой всхожестью во всех фазах спелости (горошек многостебельный от 50 до 97%, узколистный от 43 до 72%). Семена горошка заборного и тонколистного имели высокую всхожесть лишь в восковой спелости (70—91%) и низкую в фазе молочной и полной спелости (1—19%). Наконец, семена двух видов — горошка мышиного и волосистого имели низкую всхожесть (от 3 до 20%) во всех фазах спелости.

Одновременные опыты проращивания скарифицированных (накалыванием) свежеубранных семян дали в большинстве случаев значительное повышение всхожести. Однако прорастание семян было неполным. Очевидно, торможение прорастания связано не только с особенностями оболочек семян, препятствующих проникновению воды и воздуха к зародышу, но и с какими-то внутренними тормозителями прорастания.

Выявлено, что некоторое влияние на всхожесть семян оказывают условия проращивания. Для семян почти каждого вида дикорастущих вик оптимальны свои условия прорастания. Для прорастания семян бобовых рекомендуется температура 20°. В наших опытах пере-

менная температура 20—26° оказалась наиболее благоприятной для семян горошка заборного (превышение всхожести по сравнению с другими температурами на 7—17%, горошка волосистого и мышиного (превышение на 2—3%). Для некоторых видов наиболее эффективной была резко переменная температура 13—30° (горошек тонколистный — превышение на 11%, горошек многостебельный — на 1%. Семена горошка узколистного дали наилучшую всхожесть при низкой температуре 6—12° (превышение на 18%).

Опыты с семенами разной длительности хранения показали, что всхожесть их у большинства видов резко снизилась по сравнению со свежеубранными семенами, за счет значительного возрастания процента твердых семян. При этом у большинства видов фаза спелости на всхожесть хранившихся семян значительного влияния не оказала.

Скарификация (накалыванием) повысила всхожесть семян, хранившихся 6 месяцев: горошка заборного с 1—3 до 96—98%, мышиного с 7—13 до 99%, лесного с 11—12 до 94—97%, многостебельного с 12—14 до 91—98%, волосистого с 6 до 100%. Это показывает, что хранившиеся семена имеют одну причину в задержке прорастания — твердосемянность. Другие факторы торможения, наблюдавшиеся у свежеубранных семян, в процессе хранения утрачивают свое действие.

В полевых опытах всхожесть необработанных семян была низкой во всех фазах спелости у всех видов — от 3 до 32%. Только полноспелые семена горошка узколистного дали относительно высокую всхожесть — 60%. Скарификация способствовала повышению всхожести семян у всех видов, особенно в фазе полной и восковой спелости: у горошка заборного с 3—10 до 70—75%, тонколистного с 30—32 до 69—82%, лесного с 16—24 до 34—41%, мышиного с 19 до 61%, многостебельного с 8 до 82%, узколистного с 60 до 96%.

Для дикорастущих вик характерно очень растянутое появление всходов. Необработанные семена прорастают в течение всего вегетационного периода и неполностью. Но скарифицированные семена также дают весьма недружные всходы. Всходы горошка лесного, многостебельного появлялись в течение 2—2,5 месяцев.

Полевая всхожесть весеннего, летнего и осеннего

сроков сева оказалась неодинаковой. У большинства видов всхожесть весеннего сева несколько выше всхожести летнего (у необработанных семян на 3—15%). Даже скарифицированные семена в летний срок сева имели всхожесть ниже, чем в весенний. Осенний сев необработанными семенами у большинства видов всходов не дал.

Скарификация значительно повысила всхожесть семян у всех видов во всех фазах спелости в весенний и летний сроки сева. Осенний сев дал низкую всхожесть и скарифицированными семенами — от 1 до 14%.

Многолетние дикорастущие вики в первый год жизни отличаются медленным ростом. Высота растений к концу вегетации в среднем была от 10 до 25 см. Растения однолетнего горошка узколистного имели наибольший рост и лучшее развитие, их высота 60—80 см. У большинства видов растения из семян в фазе полной спелости оказались выше, чем растения из семян ранних фаз спелости. Скарифицированные семена дали более сильные и высокие растения.

ЛИТЕРАТУРА

Айдарова Р. К. 1954. Тр. ин-та ботаники и растен., в. 1, (V), АН Киргизской ССР.

Голдо М. В. 1956. Изв. Иркутского с.-х. ин-та, в. 7, серия агрон.

Попцов А. В. 1953. Тр. Главн. ботан. сада, в. 3.

Попцов А. В. 1965. Доклад по опубликованным работам, представленным вместо диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук, М.

Рускова В. М. 1962. Бюлл. Главн. ботан. сада, в. 45.

Уткин В. В. 1963. Вестник с.-х. науки, № 8.

Филимонов М. А. 1961. Семена кормовых растений и их биологические свойства. Сельхозгиз.

Чехов В. П. 1935. Тр. Томского унив., т. 87, 1.

Пермский государственный
университет
им. А. М. Горького

К. К. СИМАКИН

К МЕТОДИКЕ ОЦЕНКИ ЭФФЕКТИВНОСТИ ПРЕДПОСЕВНОЙ ОБРАБОТКИ СЕМЯН ЯБЛОНИ

Производственную ценность разных режимов предпосевной обработки семян можно определить по интенсивности ростовых процессов, числу взошедших растений на единице площади в течение первого месяца после посева (Спиваковский, 1962), по энергии прорастания семян и силе роста проростков (Чалый, 1964).

Вместо этих очень длительных и трудоемких исследований нами для этой же цели был применен метод радиоизотопного анализа с использованием радиофосфора P^{32}.

Основой методики послужило явление усиления поглощения веществ из растворов тканями растительных объектов под влиянием обработки их стимулирующими веществами (Андреева, 1959; Кирюхин, 1961). Количественные показатели накопления веществ, по нашим наблюдениям, легко установить с помощью радиоизотопа P^{32}. (Симакин, 1965).

Для исследований мы использовали стратифицированные и нестратифицированные семена и дички яблони. Семена обрабатывали в 0,1—0,0001% растворах янтарной кислоты или β-индолилуксусной кислоты (ИУК), или в 0,01—0,000005% растворах натриевой соли 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты (2,4-Д). Время обработки семян в указанных растворах 10, 30 и 60 минут и 6 часов. Методика выполнения опытов — аналогична ранее описанной (Симакин, 1965).

Результаты многочисленных опытов показали, что активирующей концентрацией ИУК, которая обусловливает накопление наибольшего количества P^{32}, является 0,001% раствор (рис. 1). Концентрации ИУК выше 0,001% снижают поступление радиофосфора, а ниже

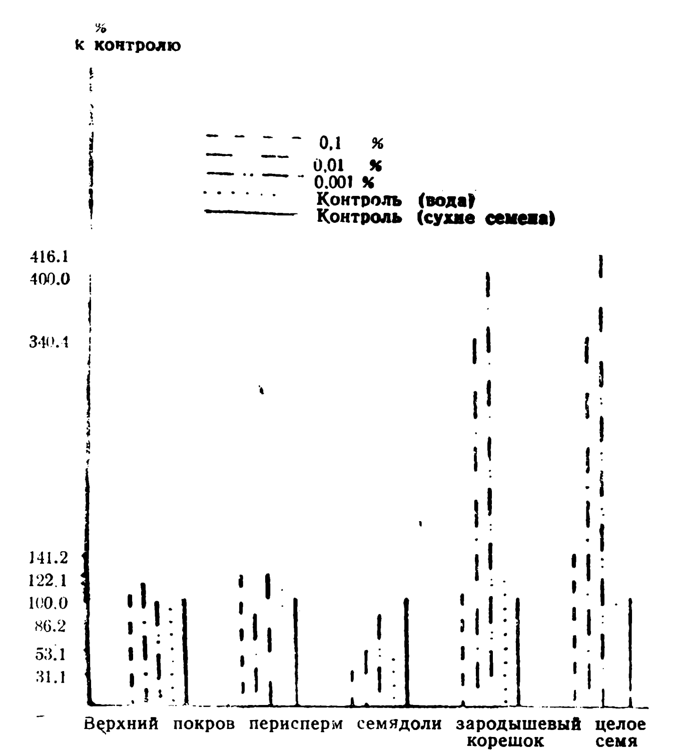


Рис. 1. Влияние различных концентраций ИУК на накопление P^{32} в семенах яблони.

0,0005% — не эффективны. Для подтверждения полученных результатов были проведены дополнительные опыты с использованием концентраций ИУК от 0,01% до 0,0001%. Эффективнее других оказались 0,001—0,0005% растворы гетероауксина при времени обработки 30 минут.

Сопоставление данных по накоплению P^{32} с показателями роста корешка у проростков дает основание утверждать, что для стратифицированных семян яблони следует применять 0,001—0,0005% растворы ИУК. В таких опытах можно ограничиться одним контролем (сухие семена), так как во всех случаях второй контроль (замачивание семян в воде) дает близкие результаты.

Разные части семян неодинаково реагируют на об-

Таблица 1

Влияние ИУК на рост корешка у проростков

Концентрация раствора в процентах	Длина проростков	
	в мм	в процентах к контролю
0,0025	3,8	100,0
0,001	6,5	171,0
0,0005	7,3	192,1
0,00025	4,4	115,7
Контроль (вода)	3,7	97,4
Контроль (сухие семена)	3,8	100,0

Предельно достоверная разность — 0,2 мм.

работку в растворах ИУК. Наиболее отзывчив — зародышевый корешок, поглотительная активность которого резко понижается при уменьшении или увеличении экспозиции намачивания от оптимума (30 минут) (рис. 1).

Результаты опытов, проведенных с янтарной кислотой на основании указаний А. В. Благовещенского (1964) и Н. Дроздова (1962), показали, что лучшее время обработки семян — 30 минут при концентрации раствора 30 мг/л.

В отличие от ИУК янтарная кислота изменяет поглотительную активность всех частей семени, но в наибольшей степени — перисперма и зародышевого корешка.

На изменение режима обработки янтарной кислотой семена яблони менее отзывчивы, чем при использовании ИУК. Это подтверждается меньшими колебаниями поглотительной активности различных частей семян в зависимости от режима обработки.

В детальных исследованиях с широким диапазоном концентраций янтарной кислоты были уточнены границы эффективных режимов обработки семян (рис. 2). В наибольшей степени поглощение P^{32} усиливается при обработке семян 0,0025—0,005% растворами янтарной кислоты.

Таким образом, при использовании для предпосевной обработки семян янтарной кислоты, мы можем менее строго выдерживать режим обработки, чем при использовании ИУК. С изменением концентрации ян-

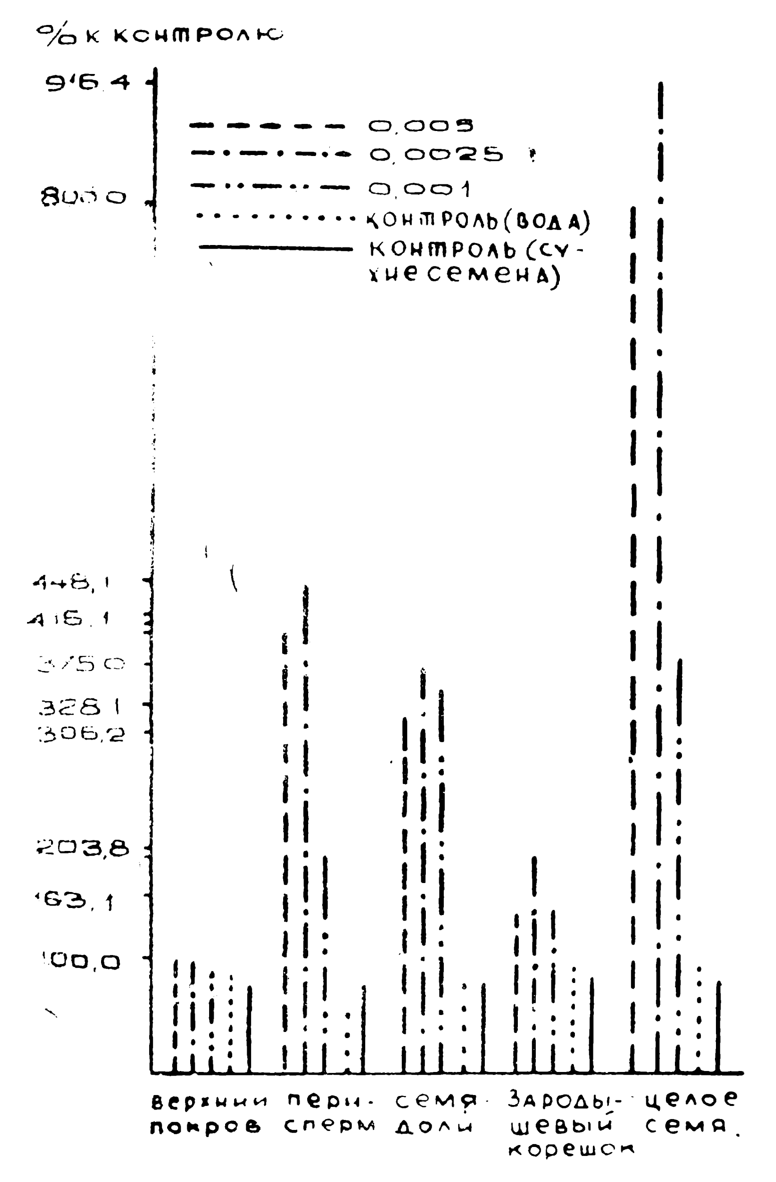


Рис. 2. Влияние различных концентраций янтарной кислоты на накопление P^{32} в семенах яблони.

тарной кислоты длина корешка изменяется в меньших пределах, чем в опытах с ИУК (табл. 2).

Таблица 2

Влияние янтарной кислоты на рост корешка у проростков

Концентрация раствора в процентах	Длина корешка у проростков	
	в мм	в % к контролю
0,005	3,3	206,3
0,0025	3,6	225,0
0,001	2,9	181,2
0,0005	2,8	175,0
Контроль (вода)	1,5	93,7
Контроль (сухие семена)	1,6	100,0

Предельно достоверная разность — 0,2 мм.

Из изложенного следует, что для предпосевной обработки стратифицированных семян яблони при 30-минутной экспозиции следует принять 0,0025—0,005% растворы янтарной кислоты.

Опытами с 2,4-Д установлено, что 0,0001% раствор усилил поглотительную активность семян. Более концентрированные растворы ингибировали процесс поглощения P^{32}, прежде всего в запасающей ткани — перисперме и в последнюю очередь — в частях зародыша (корешок).

Результаты обработки семян 2,4-Д в разных концентрациях представлены в таблице 3 и на рис. 3.

Таблица 3

Влияние 2,4-Д на рост корешка у проростков

Концентрация раствора в процентах	Длина корешка у проростков	
	в мм	в % к контролю
0,00025	9,1	121,4
0,0001	9,9	132,0
0,00005	7,9	105,3
0,000025	7,3	97,3
Контроль (вода)	7,4	98,7
Контроль (сухие семена)	7,5	100,0

Предельно достоверная разность — 0,3 мм.

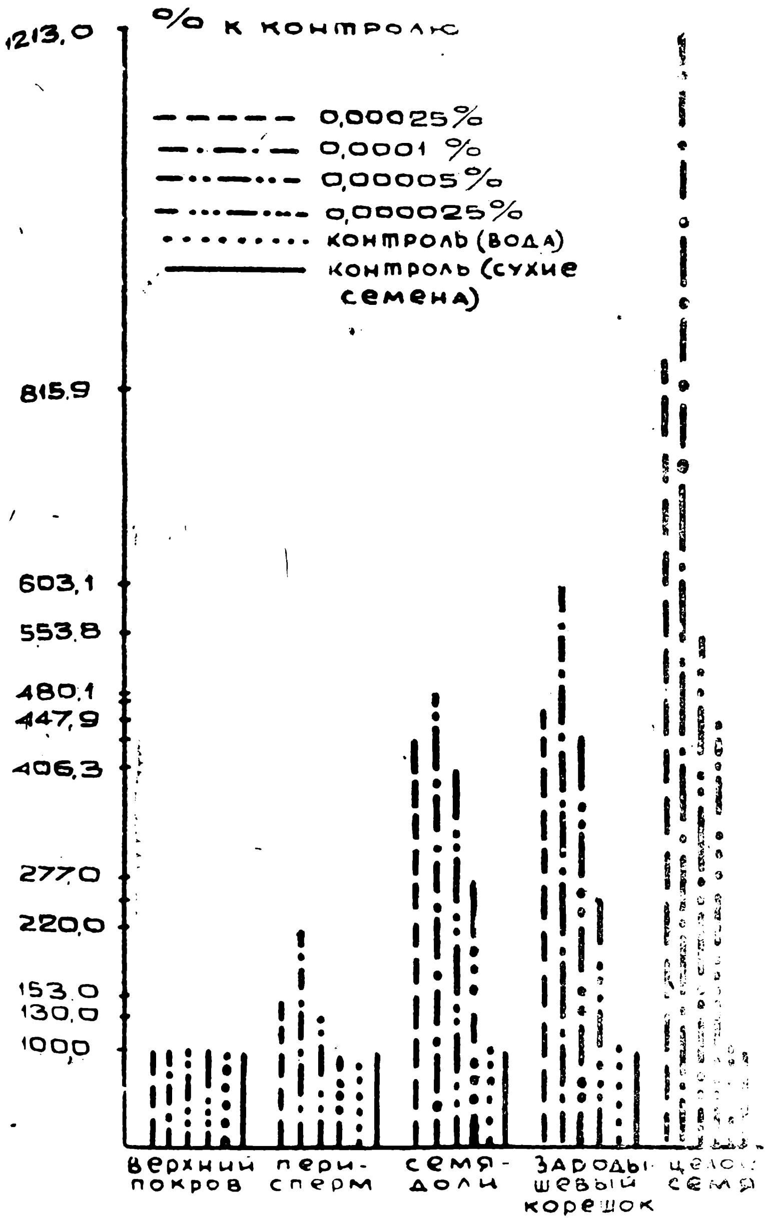


Рис. 3. Влияние различных концентраций 2,4-Д на накопление P^{32} в семенах яблони

Сопоставление всех данных по использованию 2,4-Д приводит нас к выводу, что для предпосевной обработки стратифицированных семян яблони следует применять 0,00025—0,0001% растворы 2,4-Д (время обработки — 30 минут).

ИУК, янтарная кислота и 2,4-Д обладают высокой специфичностью действия по отношению к семенам яблони. На это указывают своеобразные изменения поглотительной активности семян под влиянием каждого из указанных веществ. Известно (Гарнага, 1955; Егоров, 1955), что поступление и распределение P^{32} в растительных объектах в какой-то мере пропорционально интенсивности физиологических процессов. Поэтому по содержанию P^{32} в разных частях семени можно судить об активности метаболизма в них.

Воздействие на семена ИУК, янтарной кислоты и 2,4-Д показано в табл. 4 и на рис. 4.

Таблица 4

Влияние ИУК, янтарной кислоты и 2,4-Д на рост корешка у проростков

Концентрация раствора в процентах	Длина корешка у проростков	
	в мм	в % контролю
ИУК 0,0005	7,5	214,1
0,00025	6,9	197,2
2,4-Д 0,00025	6,0	171,5
0,0001	6,4	182,9
Янтарная кислота 0,005	5,8	165,8
0,0025	6,5	185,8
Контроль (вода)	3,5	100,0

Предельно достоверная разность — 0,3 мм.

Наибольшая длина корешка отмечена в опыте с ИУК, несколько меньшая — в опытах с 2,4-Д и янтарной кислотой. Эти данные коррелируют с показателями накопления P^{32} (рис. 4).

ИУК и 2,4-Д являются соединениями, действие которых направлено прежде всего на корневую систему. Причем этот процесс интенсивно протекает с первых же моментов прорастания семян и роста проростков. Янтарная кислота относится к соединениям общего

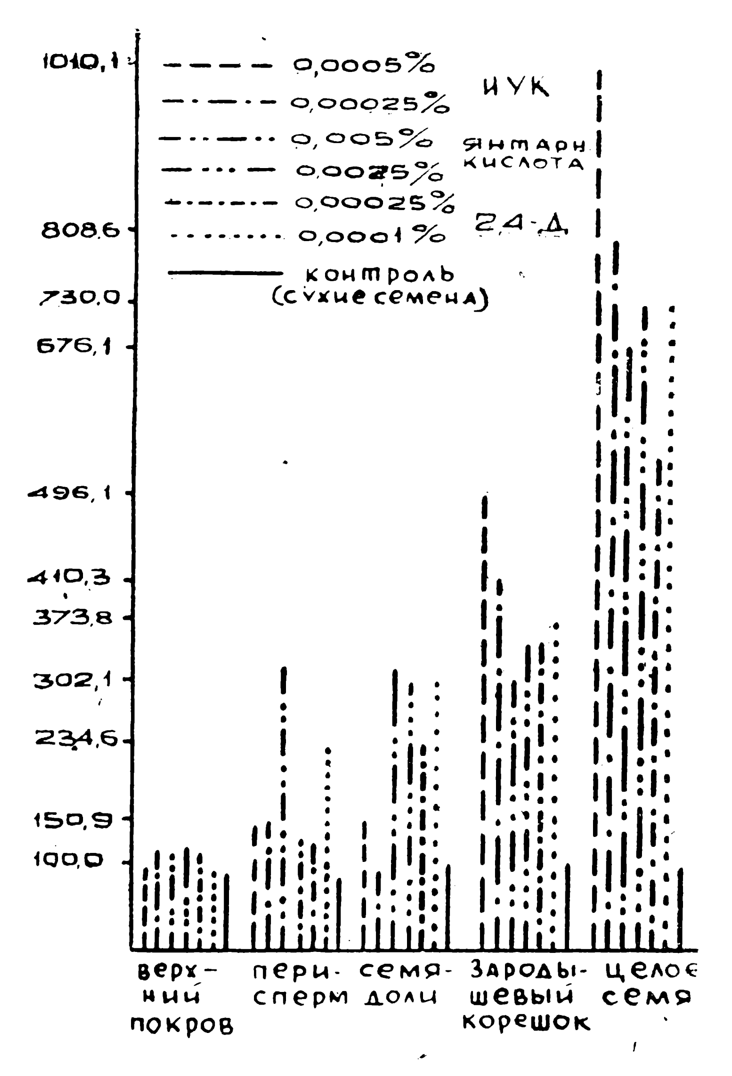


Рис. 4. Влияние ИУК, янтарной кислоты и 2,4-Д на накопление P^{32} в семенах яблони

действия, в равной степени интенсифицирующим рост и надземной части, и корневой системы сеянцев. Результаты исследований приводят к следующим выводам:

1. Определение оптимальных режимов обработки семян яблони можно проводить с помощью радиоизотопа фосфора. Полевые методы определения эффективности физиологически активных веществ целесообразно заменить лабораторными, что во много раз сокращает время проведения наблюдений.

2. Предпосевная обработка семян в растворах физиологически активных веществ повышает накопление радиоизотопа фосфора в целых семенах и их отдельных частях. Изучение градации распределения P^{32} по частям семени позволило выявить коррелятивную зависимость между содержанием радиофосфора в отдельных частях семени и интенсификацией ростовых процессов у проростков и взрослых растений. Это следует учитывать при прогнозировании режимов обработки семян.

ЛИТЕРАТУРА

Андреева Р. А. 1959. Ростовые вещества и их роль в процессах роста и развития.

Благовещенский А. В. 1964, Хлопководство, 4.

Вальтер О. А. и Чижевская З. А. 1937. Практикум по анатомии растений. Сельхозгиз.

Гарнага К. С. 1955. Меченые атомы в исследованиях питания растений и применения удобрений.

Дроздов Н. 1962. Колхозное производство, 8.

Егоров А. В. 1955. Меченые атомы в исследованиях питания растений и применения удобрений.

Кирюхин В. П. 1961. Физиология растений, т. 8, 3.

Симакин К. К. 1965. Учен. зап. Ульяновского ГПИ, т. XX, 6.

Спиваковский Н. Д. 1962. Удобрение плодовых и ягодных культур.

Чалый И. И. 1964. Биологические основы повышения качества семян сельскохозяйственных растений.

Саратовский
сельскохозяйственный
институт

Г. К. БАЙКОВ

ПРЕДПОСЕВНАЯ ОБРАБОТКА ПЛОДОВ ГРЕЦКОГО ОРЕХА ГОРЯЧЕЙ ВОДОЙ

Огромная работа, проводимая как в СССР, так и за рубежом по окультуриванию новых полезных растений, озеленению населенных пунктов и созданию полезащитных лесных полос, вызывает повышенный интерес к изучению прорастания семян.

Интродукция растений в ботанических садах обычно начинается посевом семян. Между тем, работа с семенами связана с рядом трудностей. К таким трудностям относится, прежде всего, предпосевная подготовка семян.

У большинства видов древесных и кустарниковых пород семена требуют для своего прорастания послеуборочного дозревания при специфических условиях. У. Х. Чендлер (1935), П. Крамер и Т. Козловский (1963) сообщают, что семена у 75 процентов древесных и кустарниковых пород требуют периода покоя. А. А. Петров (1962) при посеве без стратификации и без какой-либо другой обработки семян древесно-кустарниковых пород получил всходы лишь у 66 образцов, или 19,6% от числа испытываемых. Эти примеры достаточно наглядно указывают на необходимость разработки приемов сокращения периода покоя семян. Установлено, что период покоя обусловлен несколькими причинами. К ним относятся: непроницаемость семенной оболочки для воды и кислорода, недозревшее состояние зародыша. Могут быть случаи, когда зародыш морфологически зрелый, а физиологически не способен к прорастанию. В последнем случае причину покоя объясняют наличием ингибиторов в самом зародыше или окружающих его покровов (Благовещенский, 1951).

Во многих случаях вещества, тормозящие прораста-

ние семян, легко извлекаются при их вымачивании (Кудряшова, Колобкова, 1953; Маковкина, 1954).

Стратификация семян, как известно, должна проходить при достаточной влажности — не менее 60% от полной влагоемкости субстрата (Метлицкий, 1949) или перед стратификацией семена замачиваются в воде (Шумилин, 1949). Стратификация семян лучше проходит при положительных температурах (Крокер, Бартон, 1955).

М. Г. Николаева (1959) считает, что при стратификации происходит процесс окончательного развития и формирования зародыша. Л. И. Сергеев (1953) рассматривает стратификацию как явление тождественное яровизации.

Как бы то ни было, но стратификация полностью не разрешает вопрос сокращения периода покоя семян, так как длительность периода стратификации для различных видов различна. Для абрикоса, например, период стратификации определяется 90—100 днями, для алычи — 120—150 днями; для манчжурского и черного орехов — 180—200 днями, для грецкого ореха — 50—60 днями (Метлицкий, 1949; Минин, 1949; Мисник, 1949; Желтикова, 1950). При этом следует иметь в виду, что даже при нормальных условиях стратификации семян в песке или торфяной крошке, не всегда получаются дружные всходы в год посева.

В наших работах, стратифицированные в песке и торфяной крошке семена бархата амурского при весеннем посеве (19.V) дали 50% всходов (6.VI), а остальные всходы появились лишь на следующий год (15.V). Семена вишни кустарниковой, стратифицированные в течение 120 дней, при весеннем посеве дали всходы на следующий год. То же самое мы наблюдали при посеве семян шиповника коричного, причем у этого вида всходы появлялись на третий и даже на четвертый год после посева. В последние годы, с целью прерывания покоя семян используют различные стимуляторы. Особенно большой популярностью пользуется гиббереллиновая кислота, которой посвящено много работ (Donaho and Walter, 1957; Литвиненко, 1959; Володин, 1960; Косикова, 1960 и др.). Во многих случаях удается ускорить прорастание семян скарификацией и замачиванием их в воде.

Нами для ускорения прорастания семян с твердой оболочкой, в том числе и грецких орехов, было применено замачивание их в горячей воде.

Работа проводилась следующим образом:

В глиняные сосуды засыпались плоды грецкого ореха и заливались остывшей после кипячения до 40—60°С водой. Чтобы семена были смочены равномерно и не всплывали, они покрывались выпиленными по внутреннему диаметру сосудов фанерными кругами, на которые затем накладывались камни. Воду меняли ежедневно, пока скорлупа орехов не разошлась по шву и вода не перестала окрашиваться. Обычно обработка длилась 3—5 дней. Кроме грецких орехов, в опытах были манчжурские орехи, алыча и семена других видов. Контролем служили ранее заложенные на стратификацию семена этих же видов, находившиеся в помещении при температуре 9—13°С.

Как контрольные, так и обработанные горячей водой семена при весеннем посеве дали 95—99% всходов, причем отдельные всходы стратифицируемых семян появились в сосудах, в которых проводилась стратификация. Появление всходов в процессе стратификации можно объяснить несколько повышенной от нормы (0—5°С) температурой, также способствующей ускоренному прохождению предпосевной подготовки.

Во всяком случае, обработка плодов грецкого ореха и семян других видов горячей водой дает хорошие результаты.

Таким образом, результаты наших опытов по ускоренной предпосевной подготовке семян грецкого ореха и других пород подтверждают данные Афанасьева (1949), Дик (1949), Протасова (1951), Клопова (1952) и других исследователей и могут быть рекомендованы для широкого использования в производственных условиях, вместо длительной стратификации.

Таблица 1

Влияние предпосевной подготовки семян на всхожесть

Название видов растений	Способ предпосевной обработки семян	Продолжительность предпосевной подготовки семян		Дата посева	Появление всходов
		начало	конец		
Грецкий орех	Обработка водой 60°C	13.V	18.V	18.V	28.V— 9.VI
—«—	Контроль	27.II	11.V	18.V	11.V—10.VI
Манчжурский орех	Обработка водой 60°C	13.V	18.V	18.V	29.V—10.VI
—«—	Контроль	1.II	11.V	18.V	11.V—20.VI
Алыча	Обработка водой 60°C	13.II	20.V	20.V	5.VI—12.VI
—«—	Контроль	16.II	20.V	20.V	24.VI

ЛИТЕРАТУРА

Афанасьев А. П. 1949. Лесное хозяйство, № 10.

Благовещенский А. В. 1951. Бюлл. ГБС., вып. 9.

Благовещенский А. В. и Кудряшова Н. А., 1952. Бюлл. ГБС, вып. 13.

Володин В. И. 1960. Ботанический журнал, т. 45, № 11.

Дик Э. П. 1949. Лесное хозяйство, № 11.

Желтикова Т. А. 1950. Выращивание посадочного материала в поливных питомниках Узбекистана. М.—Л.

Клопов А. А. 1952. Лесное хозяйство, № 2.

Косикова П. Г. 1960. ДАН СССР, т. 130, № 4.

Крамер П. и Козловский Т. 1963. Физиология древесных растений. М.

Крокер В. и Бартон Л. 1955. Физиология семян. М.

Кудряшова Н. А. и Колобкова Е. В. 1953. ДАН СССР, т. 91, № 6.

Литвиненко С. Н. 1959. ДАН СССР, т. 126, № 6.

Маковкина А. И. 1954. О веществах, тормозящих прорастание молочая. Краснодар.

Метлицкий З. А. 1949. Плодовый питомник. М.

Минин Д. Д. 1949. Сбор и хранение семян древесно-кустарниковых пород. М.

Мисник Г. Е. 1949. Производственная характеристика семян деревьев и кустарников городских насаждений. М.

Николаева М. Г. 1959. Сб. Итоги и перспективы исследований развития растений. Изд. АН СССР.

Петров А. А. 1952. Бюлл. ГБС., вып. 13.

Протасов А. Н. 1951. Лесные питомники в условиях Казахстана. Алма-Ата.

Сергеев Л. И. 1953. Выносливость растений. М.

Чендлер У. Х. 1935. Плодоводство. М.—Л.

Шумилин З. К. 1949. Подготовка к посеву семян древесных и кустарниковых пород. М.

Donaho C. W. Ir. and D. R. Walter, 1957. Science, v. 126, N 3284.

Башкирский государственный
университет,
институт биологии

А. В. ПОПЦОВ

К ВОПРОСУ О РОЛИ И ЗНАЧЕНИИ ПОКОЯ СЕМЯН В СЕМЕННОМ РАЗМНОЖЕНИИ РАСТЕНИЙ

Прикрепленность растений к определенному месту повела к необходимости выработки у них ряда специфических приспособлений. Важнейшими из них являются способность ухода в покой и комплекс приспособлений для размножения и распространения в пространстве. У семенных растений расселение происходит при помощи семян.

Семенное размножение следует рассматривать как необходимую составную часть организации жизни вида (как макросистемы). В целом оно представляет динамический процесс, протекающий под многообразными влияниями абиотической и биотической внешней среды и имеющий регуляторные механизмы, в результате чего этот процесс приобретает необходимую устойчивость и направленность. Семенное размножение состоит из ряда звеньев, начиная с этапа общей подготовки растения к репродукции и кончая укоренением возникающих из семян растений. Одним из таких звеньев является период покоящегося состояния семян.

Существенной задачей является выяснение роли покоя семян и его значения в общей системе регулирования процесса семенного размножения вида.

Под понятием покоя семян объединяются различные по своей сущности и выражению явления, начиная с глубокого покоя и кончая семенами, у которых мы можем наблюдать только те или иные признаки затрудненного прорастания. Такое состояние обозначается обычно как органический покой (зависящий от внутреннего состояния семян), в противоположность вынужденному покою — из-за отсутствия внешних условий, таких,

как наличие влаги и кислорода, достаточный уровень тепла.

Основным и исходным положением проблемы покоя у растений мы можем считать то, что покоящееся состояние вклинивается между эмбриональной стадией и стадией растяжения клеток (Максимов, 1958, стр. 422; Vegis, 1965). Имеется много данных, показывающих, что клетки в эмбриональной стадии обладают большой устойчивостью к неблагоприятным внешним влияниям. Поэтому становится понятным, почему уход в покой приурочивается именно к эмбриональной стадии роста. Отсюда, как следствие, вытекает и известная степень общности явлений покоя органов растения и семян (Vegis, 1961, 1963, 1964, 1965).

Покой, как особое физиологическое состояние, характеризуется двумя моментами: приостановкой развития на эмбриональной стадии роста, как устойчивой к внешним влияниям, и теми механизмами торможения, посредством которых происходит, даже при наличии во внешней среде подходящих для роста условий, его задержка. Спецификой органического покоя как особого физиологического состояния и следует считать именно такое сочетание. Следовательно, рассмотрение механизмов задержки перехода к прорастанию приобретает особое значение.

Вегис (Vegis, 1965) различает два основных вида покоя: полный и частичный покой. Полный покой возникает, в частности, при высыхании созревающих семян и спор, т. е. при более или менее сильном обезвоживании. Это состояние характеризуется почти полным подавлением всех процессов жизнедеятельности и семена находятся в состоянии «скрытой жизни». При частичном покое приостановлен, в основном, лишь видимый рост. Степень подавления роста может быть при этом различной, следовательно, различна и готовность к переходу к ростовым процессам.

Состояние полного покоя семян, возникающее в высыхающих при созревании семенах, при часто меняющихся условиях увлажнения в умеренном климате не может само по себе быть устойчивым: первый же дождь поведет к их прорастанию. Однако этот тип покоя отчетливо выражен у так наз. твердых семян. Твердосемянность мы можем рассматривать как состояние пол-

ного покоя, наступление, поддержание и выход из которого регулируется целесообразным строением кожуры, состоящей из неживых структур. В этом выражается принцип торможения прорастания, основанный на физико-механических свойствах покровов семян. Это позволяет выделить твердосемянность как особый тип покоя семян (Попцов, 1963).

Иногда твердосемянность может сочетаться с другим механизмом торможения уже физиологического характера (липа, Spaeth, 1932, Barton, 1934, багряники, Попцов и Буч, 1954).

В остальных случаях покоя семян преимущественное значение получают в конечном счете механизмы торможения прорастания физиологического характера.

Результаты многочисленных исследований с несомненностью свидетельствуют о связи явлений покоя семян с физиологически активными веществами. Полученный экспериментальный материал обширен и разносторонен, но довольно разноречив. В целом же вопрос нельзя еще считать вполне выясненным. В частности, неясны предпосылки к образованию в семенах ингибиторов и активаторов прорастания. С этой точки зрения, представления, развиваемые Торнтоном (Thornton, 1945, 1953) и в особенности Вегисом (Vegis, 1961, 1963, 1964) дают более связную картину. Они связывают возникновение покоя с основным путем обмена веществ — с процессом дыхания.

Структуры, окружающие зародыш (плодовая и семенная оболочки, эндосперм) вызывают еще во время созревания семян затруднения в доступе кислорода. В условиях более или менее высоких и даже средних температур это приводит к частично анаэробному дыханию, что способствует образованию и накоплению ряда промежуточных продуктов, имеющих характер ингибиторов прорастания. Вегис обращает, в частности, внимание на то, что в результате изменения в этих условиях направления обмена веществ происходит накопление липидов, чем объясняется установленное Генкелем (1948) образование в этот период липоидных слоев на поверхности протоплазмы клеток, что еще более углубляет состояние покоя. В условиях низкой температуры происходит медленный процесс выхода из состояния покоя в результате возвращения дыхания к

аэробному типу, что имеет следствием постепенную ликвидацию липоидных слоев и тормозящих веществ, а также образование ростактивирующих соединений. Отправным пунктом концепции Торнтона и Вегиса является представление о недостаточной проницаемости для кислорода покровных структур, окружающих зародыш. Возникающее в результате этого частично анаэробное дыхание вызывает последовательную цепь изменений физиологического состояния семени, приводящую к покою. Широко распространенная положительная реакция семян на воздействие низкой температуры (Попцов, 1961) позволяет думать, что такой способ задержки перехода к прорастанию свойствен семенам значительной, если не бо́льшей, части растений умеренного климата.

Из всего сказанного следует, что растения широко и весьма разнообразными путями используют покровные структуры семян при создании механизма торможения прорастания.

Покой семян обычно определяется как неспособность к прорастанию даже в «самых благоприятных» условиях. Такое определение можно найти у многочисленных авторов, начиная еще с Хоуорда (Howard, 1915) и кончая Стоуксом (Stokes, 1965). Принципиально иное определение дают Коллер и др. в обзорной работе Seed Germination (Koller et al., 1962 г.): покой семян — это «неспособность прорастать, кроме как в определенных, особых (special) условиях». Мы придерживаемся этого определения, но придаем ему позитивную форму: «Покой есть состояние семян, обусловливающее их способность к прорастанию только при определенных более или менее узких и специфических внешних условиях». Таким образом, покой семян, если не всегда, то в большинстве случаев, выражается в том, что диапазон условий, внутри которого может происходить прорастание семян, в той или иной, иногда весьма сильной степени, сужен и вследствие этого прорастание затруднено. Следовательно, покой семян в значительной мере носит относительный характер и заключается по существу не в исключении, а только в ограничении возможностей прорастания. Понятия же «покой» и «затрудненное прорастание» связаны друг с другом, как понятия «состояние» и «проявление состояния». Можно указать также,

что в понятии «покой» акцент ставится на физиологическом состоянии семян, тогда как в понятии «затрудненное прорастание» основное внимание обращено на характер реакций семян, на внешние условия.

Выход из состояния покоя характеризуется постепенным расширением диапазона условий, при которых прорастание может осуществляться. Такое расширение мы можем, например, наблюдать во время процесса послеуборочного дозревания.

Стратификация семян приводит к подобному же расширению диапазона возможных для прорастания условий. Так же, как и при послеуборочном дозревании в воздушно-сухом состоянии, семена в результате стратификации или приобретают тип «нормального» прорастания (например, кок-сагыз, багряники) или же только в известной степени улучшают прорастание.

Период покоя у растений рассматривается «как закрепленное наследственностью приспособление к перенесению неблагоприятного времени года» (Максимов, 1958, стр. 423). Это, как правило, в полной мере относят и к состоянию покоя семян. Нетрудно видеть, что в этом случае период органического покоя семян, подобно периоду покоя растений и их органов, рассматривается как способ переживания неблагоприятного времени самим организмом (т. е. в данном случае семенами).

Выше мы уже указывали, что семенное размножение в целом выступает как необходимый элемент, как неотъемлемая часть организации биологической макросистемы — вида, где размножение особи, а тем более поведение и судьба отдельно взятых семян являются только частью целого.

Зародыш семени является зачатком будущего растения, и прорастание означает дальнейшее продолжение развития зародыша, превращение зачатка в растение. Следовательно, прорастание семени неразрывно связано с последующими этапами онтогенеза растения и сопряженность прорастания и этих этапов является одним из жизненно важных условий нормального хода начальных фаз развития растения. Между созреванием и прорастанием вклинивается период распространения семян в пространстве. В областях умеренного климата с циклически изменяющимися условиями света, температуры

и влажности, созревание и распространение семян обычно отделены по времени от периода наиболее благоприятного для последующего за прорастанием роста и развития растений. Этим, по существу, и определяется необходимость предотвращения преждевременного прорастания, необходимость его задержки в виде периода покоя.

Состояние покоя не наступает под непосредственным влиянием неблагоприятных условий, а развивается, как правило, задолго до наступления этих условий. Свойство органического покоя семян направлено в конечном счете не на лучшее перенесение неблагоприятного времени года самими семенами, а на предупреждение перехода к прорастанию в предшествующий период. Такое представление в свою очередь ставит вопрос — как происходит регулирование прорастания семян в природных условиях? Ответ на этот вопрос может быть сформулирован в виде следующих положений:

1) «Система регулирования» должна состоять по меньшей мере из двух звеньев: из задержки прорастания, осуществляемой механизмами торможения, и из тех внешних факторов или воздействий, под влиянием которых в семенах создаются условия для инактивации этих механизмов и, следовательно, для перехода семян к прорастанию.

2) В условиях умеренного климата температурные воздействия в различном их проявлении и играют преимущественно роль таких факторов. Именно на них и ориентированы, в основном, механизмы торможения прорастания.

3) Особое значение имеет положительная реакция многих семян с затрудненным прорастанием на воздействие низких (плюсовых) температур. Последнее указывает на то, что прорастание таких семян ориентировано по преимуществу на весенний период.

4) Не следует думать, что к этой группе относятся исключительно семена, которые могут прорастать только при этом воздействии (семена с глубоким покоем, требующие длительной стратификации). Ориентированы на весну также семена с типично выраженным относительным покоем, каковы, например, семена березы с

их своеобразной биологией прорастания, или мыльнянки и т. д.

5) Могут иметь значение в этом отношении и другие особенности семян, каковы, например, высокие минимум и оптимум прорастания яровых сорняков (Дорошенко, 1921), в частности щирицы или некоторых маревых (Lauer, 1953), или повышенная устойчивость твердых семян канатника в летне-осенний период года созревания против температурных воздействий как фактора, лишающего их твердосемянности (Попцов, 1928).

6) Характерно, что эти семена с относительным покоем могут прорастать при известных внешних условиях, однако при таких, которые фактически отсутствуют к моменту их созревания и осыпания.

7) Характерно также, что семена для прохождения покоя используют неблагоприятные для жизни условия периодов низких температур — в случае стратификации, или сухости — в случае послеуборочного дозревания в воздушно-сухом состоянии.

8) Хотя в условиях умеренного климата прорастание семян весной является наиболее частым случаем, оно, однако, в зависимости от биологии самого растения и от биологических свойств семян, может быть приурочено и к другим периодам года. Так, к лету приурочено, например, прорастание быстро теряющих всхожесть семян видов ивы и тополя (Попцов и Буч, 1952; Буч, 1960) и некоторых других растений; к осеннему периоду — семян озимых однолетников и других (Попцов, 1961).

Из всего сказанного следует, что для приурочения прорастания к одному и тому же периоду растениями могут быть использованы разные пути. В качестве иллюстрации приведем следующий пример. Ньюмен (Newman, 1963), на основе анализа литературных данных, выделяет три пути приурочения прорастания семян озимых однолетников к осени: 1) семена не прорастают при любых температурах, но к осени в результате послеуборочного дозревания (или потери твердосемянности) семена приобретают способность прорастать в более или менее широком температурном интервале; 2) семена прорастают только при температурах ниже фактически имеющихся летом, температурная зона прорастания у них также расширяется к осени; 3) семена не изме-

няют характера прорастания, но так как летние температуры лежат выше оптимума и максимума прорастания, семена могут прорасти только при осеннем понижении температуры.

Задержкой прорастания создаются необходимые предпосылки, содействующие в природных условиях прорастанию семян в определенные периоды года, наиболее благоприятные для дальнейшего развития проростков и растений данного вида. Когда прорастание осуществляется в условиях не занятых растительностью площадей или хотя бы пионерного этапа становления фитоценоза — эти предпосылки непосредственно реализуются (см., например, работы Barton, 1936; Went и сотрудники, 1948, 1949, 1952, 1955; Koller, a. Negbi, 1959). Однако, поскольку в большинстве случаев прорастание семян и всходов протекает в условиях сложившихся биоценозов, здесь вступают в силу биотические влияния, которые, накладываясь на влияния абиотических факторов, вносят свои, часто решающие, коррективы. Эти влияния могут ускорять или, чаще, задерживать прорастание, могут индуцировать вторичный покой.

Резюмируя изложенное, можно сказать, что биологическое значение периода покоя или затрудненного прорастания семян состоит в том, чтобы предупреждать несвоевременное прорастание и способствовать тем самым его приурочению к периодам наибольшего благоприятствования развитию возникающих из семян растений. В этом заключается сущность выработанного в процессе приспособительной эволюции одного из адаптивных ответов растений на циклически изменяющиеся условия внешней среды. Вместе с тем, это представляет и один из тех регуляторных механизмов, которые содействуют направленности и «конечным целям» семенного размножения — поддержания непрерывности жизни, численности, ареала и целостности вида.

ЛИТЕРАТУРА

Буч Т. Г. 1960. Тр. Гл. бот. сада, 7.

Буч Т. Г. 1960. Бюлл. Гл. бот. сада, 41.

Генкель П. А. 1948. Вестн. АН СССР, 8.

Дорошенко А. 1921. Изв. Сарат. с.-х. оп. ст., 3. № 2—3.

Максимов Н. А. 1958. Краткий курс физиологии растений Сельхозгиз, М.

Попцов А. В. 1928. Записки по семеноведению, 6.

Попцов А. В. 1961. Журн. общ. биол., 6.

Popzow A. 1963. Intern. Sympos. Physiol., Ecol. a. Biochem Germination (Greifswald), A. 1—7.

Попцов А. В., Т. Г. Буч. 1952. ДАН СССР, 84, № 3.

Попцов А. В., Т. Г. Буч. 1954. Бюлл. Гл., бот. сада, 17.

Barton L. 1934. Contr. Boyce-Th. Inst. 6, 69.

Barton L. 1936. Contr. Boyce-Th. Inst. 8, N 1.

Howard W. 1915. Univ. Miss. College Agric., Agr. Exp. Sta., Res. bull. N 17.

Koller D., M. Negbi, 1959. Ecology, 40.

Koller D., A. Mayer, A. Poljakoff-Mayber, S. Klein. 1962. Ann. Rev. Pl. Physiol., 13.

Lauer E. 1953. Flora, 40.

Newman E. 1963. J. Ecology, 51.

Spaeth J .1932. Am. J. Bot., 19.

Stokes P. 1965. Handb. d. Pflanzenphys. 15 (2). Springer, Berl.

Thornton N. 1945. Contr. Boyce-Th. Inst. 13, N. 10.

Thornton N. 1953. Growth a. different. in plants, 137, Ed. Loomis, Iowa.

Vegis A. 1961. Handb. d. Pflanzenphysiol. 16, Springer. Berl.

Vegis A. 1963. Envir. Control Plant Growth, 265, Ac. Press, N-Y.

Vegis A., 1964. Ann. Rev. Ph. Physiol., 15.

Vegis A. 1965. Handb. d. Pflanzenphysiol. 15 (2), 499 Springer, Berl.

Went F. 1948. Ecology, 29, N 3.

Went F. 1949. Ecology, 30, N 1.

Went F. 1955. Scient. Amer. 94.

Went F., G. Juhren, M. Juhren. 1952. Ecology, 33, N 3.

Главный ботанический
сад Академии Наук СССР
Москва

М. Г. НИКОЛАЕВА

КЛАССИФИКАЦИЯ ТИПОВ ОРГАНИЧЕСКОГО ПОКОЯ СЕМЯН

Покой семян представляет собой важное приспособительное свойство растений и играет большую роль в хозяйственной практике человека. Естественно, что изучение явления покоя привлекает внимание большого числа агрономов, лесоводов и физиологов. Однако многообразие проявлений и глубины покоя сильно затрудняет выяснение его причин и разработку методов предпосевной подготовки покоящихся семян. Более того, само понятие «покой семян» не имеет достаточно четкого определения и понимается различными авторами по-разному. Одни под покоем семян подразумевают любую задержку прорастания, независимо от того, вызывается ли она свойствами самого семени или отсутствием необходимых для этого условий в окружающей среде. Другие ограничивают содержание термина «покой» лишь случаями задержки прорастания, связанными с так называемым «покоем» зародыша. По-разному понимается «покой вынужденный» и «покой органический». В работах, посвященных изучению семян, нередко пишут о «периоде покоя» семян, как это принято в отношении почек. Однако у почек вхождение и выход из покоя тесно связаны с жизненным циклом развития растений. Их покой имеет поэтому определенную длительность. Между тем, семена после созревания теряют связь с материнским растением. Следовательно, длительность сохранения ими покоя и темпы его нарушения могут сильно колебаться в зависимости от условий, в которые они попадают. Естественно, что говорить о периоде покоя семян нет оснований. Очень неопределенен термин «дозревание» семян. Иногда под дозреванием подразумевают вообще процесс выхода семян из состояния покоя. В иностранной лите-

ратуре термин «дозревание» или «период дозревания» (after-ripening, Nachreife) часто используют как синоним стратификации. У нас под дозреванием чаще всего подразумевают выход из покоя семян во время сухого хранения. Нет единообразия в понимании других терминов, связанных с явлением покоя семян. Между тем, успех в изучении причин покоя и методов его нарушения в большой мере зависит от четкого определения самого явления покоя семян, единого понимания терминов, связанных с ним, а также достаточно отчетливого представления о существующих в природе типах покоя.

Попытки разобраться в многообразии проявления покоя делались неоднократно. Первой и наиболее известной является классификация типов покоя семян, предложенная Крокером (Crocker, 1916). В ней довольно полно перечислены случаи замедленного прорастания семян. Крокер выделил 7 типов покоя: 1 — следствие недоразвития зародыша; 2 — водонепроницаемость кожуры; 3 — механическое препятствие со стороны покровов росту зародыша; 4 — пониженная газопроницаемость покровов; 5 — покой самого зародыша; 6 — комбинирование двух и более типов покоя; 7 — вторичный покой. Сходную классификацию типов покоя для семян древесных растений дала Шумилина (1949). При выделении типов покоя эти авторы исходили из анализа возможных причин затрудненного прорастания. Предложенные классификации, по существу, представляли собой простое перечисление случаев покоя без сколько-нибудь глубокого анализа их. В дальнейшем Крокер (Крокер,1950; Крокер и Бартон, 1955) сделал попытку подойти к систематизации случаев покоя, исходя не из причин, вызывающих его, а из факторов, способствующих его нарушению. Такой подход также нельзя признать удачным, поскольку он не способствует пониманию причин покоя. В результате, семена, имеющие сходный механизм торможения прорастания, нередко оказывались отнесенными к различным типам покоя, например, светочувствительные семена и семена, выходящие из покоя в процессе сухого хранения.

Названные попытки систематизировать случаи проявления покоя семян в свое время сыграли большую роль в изучении этого явления. Однако они не дают достаточно отчетливого представления о существующих типах

покоя семян и их взаимоотношении. Классификация этого явления должна опираться на возможно полное выяснение связи между причинами, вызывающими задержку прорастания, и условиями, способствующими их устранению, а также на анализе взаимоотношений между типами покоя. Некоторый шаг в этом направлении был сделан в свое время нами (Николаева, 1950), а в последнее время А. В. Попцовым (1965) и Стоукс (Stokes, 1965). Последние два автора почти одновременно предложили различать покой семян, вызванный механическими причинами, и покой семян, связанный с физиологическими свойствами семян. Однако более подробного выделения типов покоя в пределах упомянутых подразделений ими не проводилось.

Нами было предложено различать 3 основных типа покоя, в зависимости от того, какие части семени или плода мешают прорастанию: I тип — покой, связанный со свойствами омертвевших покровов (околоплодника или кожуры). Для нарушения его требуется различная предпосевная подготовка, способствующая повышению проницаемости покровов.

II тип — покой, определяющийся свойствами внутренних, живых частей семени (зародыша или эндосперма). Нарушение такого покоя происходит под влиянием холодной стратификации.

III тип — комбинированный покой, при котором задержка прорастания вызывается как свойствами покровов, так и состоянием внутренних частей семени. Нарушение комбинированного покоя достигается сочетанием приемов обработки, направленных на повышение проницаемости покровов, с холодной стратификацией.

По мере накопления данных становилось очевидным, что, несмотря на известные положительные стороны, эта классификация нуждается в дальнейшем уточнении и детализации. В ней не было учтено, что задержка прорастания, связанная с покровами зародыша, может вызываться различными их свойствами. Точно так же неоднороден покой семян, зависящий от состояния зародыша. Соответственно различны и условия, способствующие прорастанию этих семян. Кроме того, необходимо было попытаться, наконец, дать название выделяемым типам покоя.

Изучение условий прорастания большого числа растений, выяснение причин, вызывающих покой семян, сходных по условиям прорастания, а также анализ имеющихся литературных данных, позволили уточнить многие термины, связанные с явлением покоя, и предложить более полную классификацию типов органического покоя.

Под состоянием покоя следует понимать полное отсутствие прорастания семян (при сохранении ими жизнеспособности) или частичное снижение всхожести и энергии прорастания, а также сужение диапазона условий, при которых прорастание семян данного вида возможно. Семена многих плодовых и лесных древесных растений в тепле без предварительной посевной подготовки не прорастают совсем. В большинстве же случаев мы сталкиваемся лишь с большим или меньшим снижением всхожести и энергии прорастания. В частности, это наблюдается у свежесобранных семян некоторых видов злаковых и хвойных растений (Бычихина, 1929; Barton, 1939; Овеснов, 1965). Большой материал, характеризующий сужение диапазона условий прорастания свежесобранных семян различных растений, приводит Вегис (Vegis, 1964). Бартон (Barton, 1945) показала, что, например, семена щирицы обычно прорастают при температуре 25—35°. Между тем свежесобранные семена этого растения могут прорасти только при температуре 35°. Следует различать покой «вынужденный», связанный с отсутствием необходимых для прорастания внешних условий, и «органический», определяющийся свойствами различных частей семени и плода. Наиболее частыми случаями вынужденного покоя являются отсутствие влаги (у семян, которые после сбора хранятся в сухом состоянии) и неблагоприятные для семян данного вида температурные условия. Термические границы прорастания (для семян, не имеющих покоя или вышедших из состояния органического покоя) сильно варьируют у разных видов. Семена тропических растений, например некоторых пальм, неспособны прорастать при температуре ниже 20° и выше 38°. Для растений умеренной зоны характерны другие температурные границы прорастания. Так, семена пшеницы не могут прорастать при температуре ниже 5 и выше 30° и т. д. Вынужденный покой может вызываться и другими факторами.

Причины, вызывающие органический покой семян, также очень различны. Они могут быть связаны с покровами зародыша, включая в понятие покровов не только кожуру, но эндосперм (или его остатки), а также околоплодник (если он остается на семени после отделения от материнского растения). Наряду с этим, органический покой семян может вызываться свойствами самого зародыша. При выделении типов покоя мы исходили из анализа зависимости покоя от тех или иных элементов семени (или плода) и механизма их тормозящего действия, с одной стороны, и условий преодоления покоя, с другой.

Для определения типа покоя была разработана методика, согласно которой исследуемые семена проращиваются в условиях низкой (0—5°) и умеренно высокой температуры (около 20°), при последовательном удалении или повреждении покровов. Результаты проращивания рекомендуется дополнять исследованием некоторых морфологических особенностей семян: присутствие косточки, степень развития зародыша (определение отношения длины или веса зародыша к длине или весу целого семени), а также наблюдениями за темпами набухания неповрежденных семян.

Классификация выделенных типов органического покоя семян приведена на таблице 1. Из нее следует, что задержка прорастания семян часто вызывается физическими или химическими свойствами околоплодника или кожуры (механическим сопротивлением со стороны твердого эндокарпа росту зародыша, водонепроницаемостью кожуры или, наконец, присутствием в околоплоднике водорастворимых ингибиторов). Попытки стимулировать прорастание таких семян с помощью воздействия на зародыш (холодная стратификация, намачивание в растворах стимуляторов роста и т. д.) не дает эффекта. Три типа покоя, вызванного упомянутыми свойствами покровов, объединяются в группу типов экзогенного покоя. В то же время явление торможения прорастания семян, обусловленное пониженной газопроницаемостью покровов, принципиально отличается от названных выше типов покоя.

Основную роль в затруднении газообмена всегда играют внутренние покровы, непосредственно окружающие зародыш. Этот покой чрезвычайно широко распро-

Таблица 1

Классификация типов органического покоя семян

Название типов покоя семян	Причины, вызывающие покой	Условия нарушения покоя	Примеры растений	Авторы
1	2	3	4	5
Группа типов экзогенного покоя (А):	Свойства внешних покровов зародыша (околоплодника и кожуры)	Различные приемы физической обработки		
А-I Физический	Водонепроницаемость	Скарификация или иные приемы позреждения кожуры	Белая акация, гледичия, виды донника, клевера	Попцов, 1953, 1965,
А-II Химический	Тормозящее действие ингибиторов	Промывание плодов, удаление околоплодника	Ясень носолистный, некоторые японские виды ясеня, свекла сахарная	Асакава, 1956, Гемма, 1957
А-III Механический	Механическое сопротивление росту зародыша	Различные способы разрушения околоплодника	Лох узколистный	Заборовский и Варасова, 1961а.

Группа типов эндогенного покоя (Б и В):	Свойства зародыша или внутренних покровов, непосредственно окружающих его (эндосперм или кожура):	Различные физиологические воздействия:		
Б Морфологический	Недоразвитие зародыша	Теплая стратификация	Пальма масличная, печеночница обыкновенная, некоторые виды пеона	Хуссей, 1958, Грушвицкий, 1961.
Физиологический: В-I Неглубокий	Пониженная газопроницаемость внутренних покровов	Короткая холодная стратификация, или сухое хранение, гиберeллин, свет, повреждение покровов	Сосна обыкновенная, береза желтая, бальзамин садовый, виды злаков, дурнишника	Торнтон, 1945, Кретович, 1941, 1945, Ниман, 1963, Стоукс, 1965.
В-II Промежуточный	Пониженная газопроницаемость внутренних покровов и слабые признаки особого состояния зародыша.	Более длительная холодная стратификация, частичное действие др. факторов	Клен ясенелистный, ясень зеленый, некоторые виды сосны.	Бартон, 1939, Николаева, 1951

1	2	3	4	5
В-III Глубокий	Пониженная газопроницаемость внутренних покровов и особое состояние зародыша (двойной механизм торможения прорастания).	Длительная холодная стратификация иногда в сочетании с теплой.		Крокер, 1950, Стоукс, 1965.
Подтипы глубокого покоя: а) с нормальным зародышем		Холодная стратификация	Клен остролистный и татарский, яблоня лесная, айва японская.	Коблет, 1937, Николаева и Юдин, 1964.
б) с несколько недоразвитым зародышем		Теплая, затем холодная стратификация	Бересклет европейский, ясень обыкновенный	Варасова, 1956, Николаева, 1959
в) с сильно недоразвитым зародышем			Жень-шень, китайский лимонник	Грушвицкий, 1956
г) с эпикотильным «покоем» зародыша			Калина обыкновенная	Заборовский и Варасова, 1961в

д) с двойным «покоем» зародыша		Холодная, теплая и вновь холодная стратификация	Ландыш майский, виды триллиума	Бартон, 1944
Группа типов комбинированного покоя:	Сочетание причин эндоэкзогенного характера	Сочетание физической обработки с разными режимами стратификации		
В-IIIа и A_1	Двойной механизм торможения (Дмт) и водонепроницаемость кожуры	Обработка H_2SO_4 и стратификация в тепле, а затем на холоде	Липа мелколистная	Заборовский и Варасова, 1961б
В-IIIа и A_2	Дмт и механическое околоплодника	Холодная стратификация и обильное промывание	Ферула аза-фетида	Николаева, 1951
В-IIIа и A_3	Дмт и механическое сопротивление эндокарпа	Стратификация в тепле, затем на холоде, лучше с предварительной обработкой косточек.	Боярышник круглолистный и другие, слива домашняя, черешня обыкновенная	Голубкова, 1963, Сушка, 1962.
В-IIIв и A_1	Дмт + недоразвитие зародыша + водонепроницаемость кожуры	То же	Снежная ягода	Флемион, 1934

и т. д.

странен у травянистых и древесных растений умеренной и субтропической зон. Он неглубок и проявляется не столько в отсутствии прорастания, сколько в снижении всхожести свежесобранных семян и (или) сужении диапазона условий, при которых прорастание возможно. Устранение такого покоя достигается не только в результате чисто физического нарушения целостности покровов, но, что очень важно, в результате различных физиологических воздействий. Среди них особое значение имеет кратковременное охлаждение семян. Наряду с ним нарушению неглубокого покоя способствует сухое хранение семян (за которым, как принято в русской литературе, желательно оставить название «дозревание»), а также повышение парциального давления кислорода в окружающей среде. Известно, кроме того, что семена многих растений с неглубоким покоем характеризуются светочувствительностью. При этом у одних видов свет стимулирует прорастание, а у других — подавляет его. В настоящее время все более и более утверждается точка зрения, что все семена, находящиеся в неглубоком покое, являются потенциальными фотобластами (Evenari, 1957). Однако это свойство проявляется у семян разных растений с разной силой и при разных условиях. Наконец, имеется много данных о том, что сухое хранение, действие света и холодная стратификация и т. д. могут быть заменены намачиванием в растворах гиббереллина, мочевины и некоторых других стимуляторов роста (Аксентьев, 1934; Kahn, 1960; Николаева, 1962 и т. д.).

Во всех упомянутых случаях речь идет об условиях нарушения одного и того же типа неглубокого физиологического покоя семян, вызываемого пониженной газопроницаемостью внутренних покровов зародыша.

Анализ условий нарушения неглубокого покоя семян свидетельствует о том, что задержка прорастания у них вызывается физическим и химическим блокированием поступления кислорода к зародышу. Она преодолевается либо путем обеспечения прямого доступа кислорода к зародышу, либо в результате подавления систем фотохимического блокирования, либо, наконец, через стимулирование роста самого зародыша.

Случаи задержки прорастания семян, связанные со свойствами самого зародыша, также неоднородны и не

могут быть отнесены к одному типу покоя. У многих растений покой семян зависит от того, что их зародыш недоразвит. Такие семена не прорастают до тех пор, пока зародыш не достигнет определенной степени развития внутри семени. Это «доразвитие» зародыша происходит в набухших семенах обычно в тепле. Покой, связанный с недоразвитием зародыша, наблюдается у многих тропических растений, а также у ряда представителей нашей флоры (виды Paeonia, Aconitum, Anemone и т. д.). У первых оптимальной температурой доразвития зародыша является 28—32°, у вторых — доразвитие зародыша и, следовательно, нарушение покоя происходит при температуре 12—20°. Недоразвитие зародыша часто сочетается с физиологическим покоем семян.

Наряду с замедленным прорастанием семян, вызванным морфологической недоразвитостью зародыша, широко известен покой, который объясняют состоянием покоя зародыша. Обязательным условием нарушения такого покоя является длительное охлаждение набухших семян (стратификация), т. е. здесь имеет место покой, который мы называем глубоким физиологическим покоем.

Подробное изучение биологии зародышей «глубокопокоящихся» семян приводит к убеждению, что состояние самих зародышей нельзя рассматривать как покой. Будучи извлечены из семени (да и внутри семени), они, как правило, способны к росту. Правда их рост замедлен и ненормален, по сравнению с ростом зародышей из стратифицированных семян или семян, вообще не имеющих покоя (явление физиологической карликовости роста). Это состояние очень лабильно. Нормализации роста таких зародышей способствует не только холодная стратификация семян, но и теплая стратификация и даже сухое хранение. Более того, аналогичное действие оказывают определенные условия выращивания проростков (длинный день, высокая интенсивность освещения и т. д.). Из сказанного следует, что состояние только зародышей не может объяснить глубокий покой семян. Причины, вызывающие глубокий покой, становятся ясны, если учитывать не только состояние зародышей, но и роль в задержке прорастания окружающих покровов. Присутствие последних препятствует прора-

станию покоящихся семян в тепле и увеличивает время стратификации на холоде. При этом основную и решающую роль играют (так же, как и в случае неглубокого покоя) внутренние покровы, непосредственно окружающие зародыш: эндосперм, а в случае его редукции, семенная кожура. Тормозящее действие внутренних покровов связано, в основном, с затруднением газообмена зародыша.

Таким образом, глубокий покой семян определяется сочетанием двух тормозящих сил: особым физиологическим состоянием зародыша, с одной стороны, и пониженной газопроницаемостью окружающих его покровов, с другой. Каждая из этих сил сама по себе не оказывает сильного действия. Но в сочетании они образуют мощный механизм торможения, который мы называем двойным механизмом торможения прорастания.

Легко видеть, что как в случае неглубокого, так и в случае глубокого покоя, решающую роль в торможении прорастания играет пониженная газопроницаемость внутренних покровов, непосредственно окружающих зародыш, а условием нарушения того и другого покоя является выдерживание набухших семян при пониженной температуре (стратификация). О тесной связи между этими типами покоя говорит также существование видов, семена которых имеют покой промежуточного характера: с одной стороны, для их прорастания необходима достаточно длительная стратификация и замена ее другими воздействиями дает ограниченный эффект, с другой стороны, их зародыши, как правило, не обнаруживают явных признаков физиологической карликовости роста. Все эти обстоятельства говорят о существовании генетической связи между различными типами физиологического покоя. Присутствие покровов всегда в той или иной мере затрудняет газообмен зародыша, но незначительное затруднение не влияет заметно на темпы прорастания. Возрастание степени его приводит к возникновению неглубокого покоя семян. Дальнейшее снижение газообмена начинает сказываться и на состоянии зародыша, в результате чего возникает глубокий покой семян. Все вышесказанное дает основание для объединения неглубокого, промежуточного и глубокого покоя в одну группу типов физиологического покоя.

Состояние зародышей «глубокопокоящихся» семян обычно связывают с «покоем» гипокотиля. Однако у некоторых растений мы сталкиваемся с «эпикотильным покоем», когда корешок зародыша успешно растет в тепле, но побег не образуется до тех пор, пока семена не подвергнутся действию холода. Наряду с этим известны случаи, так называемого «двойного покоя», для нарушения которого необходимы два периода холодной стратификации. У многих растений особое физиологическое состояние зародышей сочетается с их морфологической недоразвитостью, что также усложняет покой семян и вызывает необходимость стратификации семян сначала в тепле, а затем уже на холоде. С формальной точки зрения было бы естественно эти последние случаи выделять в особый тип морфо-физиологического покоя. Однако тесное переплетение недоразвитости зародыша с его особым физиологическим состоянием вынуждают рассматривать все эти случаи как подтипы глубокого покоя семян. Это тем более неизбежно, что, как показали наши исследования, рост зародыша внутри семени является обязательной предпосылкой эффективности действия холода. Условия начала роста зародышей, а также степень их развития, необходимая для того, чтобы последующее пребывание на холоде было эффективным, различны у разных растений. У семян, содержащих вполне развитый зародыш, для эффективности действия холода достаточно, чтобы зародыш только тронулся в рост. Между тем у семян, содержащих недоразвитый зародыш, холодная стратификация окажется эффективной только в том случае, когда зародыш достигнет определенной степени развития.

Итак, все типы покоя, связанные со свойствами самого зародыша и пониженной газопроницаемостью покровов, непосредственно его окружающих, мы относим к группе типов эндогенного покоя. В нее входят морфологический покой и физиологический: неглубокий, промежуточный и глубокий. В последнем следует различать подтипы покоя семян с нормальным зародышем и с различной степенью его недоразвитости, а также различными усложнениями его физиологического состояния.

Необходимо помнить, что в подавляющем большинстве случаев наряду с основными причинами, определяю-

щими покой, имеются различные дополнительные причины. Эти последние чаще всего не играют заметной роли в задержке прорастания и являются, по-видимому, лишь запасными тормозами, проявляющимися лишь в особых случаях, или не проявляющимися совсем. Однако нередко глубина и характер покоя определяются причинами как эндогенного, так и экзогенного характера. Для преодоления такого покоя требуется более сложная предпосевная подготовка, сочетающая различные приемы физической обработки семян с теми или иными режимами их стратификации. В этих случаях мы имеем дело с типами комбинированного покоя. Используя графическое изображение существующих типов покоя, легко представить себе возможные типы комбинированного покоя (рис. 1). Известные трудности возникают в отношении названия типов комбинированного покоя. Учитывая, что они представляют собой сочетание различных типов эндогенного и экзогенного покоев, по-видимому, правильнее всего обозначать известные случаи комбинирования покоя по тем типам, которые входят в эту комбинацию, или по их литерам.

При анализе условий прорастания семян, характеризующихся различными типами покоя, необходимо помнить, что в некоторых случаях один и тот же прием предпосевной подготовки семян имеет совершенно различный характер действия. Это, в частности, относится к теплой стратификации. Она является необходимым условием нарушения морфологического покоя, и необходимым этапом предпосевной подготовки ряда подтипов глубокого физиологического покоя. Во всех этих случаях во время теплой стратификации происходит доразвитие зародыша. Наряду с этим теплая стратификация, как прием предпосевной подготовки, используется также для разрушения косточек, оказывающих на прорастание семян механическое тормозящее действие. Совершенно ясно, что в последнем случае тот же прием предпосевной обработки имеет совершенно иной характер действия. Было бы правильнее в первом случае оставить термин «теплая стратификация», а во втором — говорить о «термической обработке косточек».

Классификация типов покоя семян позволяет разобраться в существующем разнообразии проявлений покоя и с помощью предложенного нами метода опреде-

Схема классификации типов органического покоя

Типы эндогенного покоя (Б и В)	Типы экзогенного покоя (А): А-I Белая акация	А-II Ясень носолистный	А-III Лох узколистный
Б Пальма масличная			
В-I Бальзамин садовый			
В-II Клен ясенелистный			Абрикос обыкновенный
В-III а Клен татарский	Липа мелколистная	Феруля азафетида	Боярышник круглолистный
В-III б Бересклет европейский			
В-III в Женьшень	Снежная ягода		

Типы комбинированного покоя (Г)

Покровы: внешние, внутренние

Зародыш: нормальный, недоразвитый

Состояние зародышей:
- „покой"
- частичный „покой"
- „покоя" нет

Свойства покровов

внешних:
- водонепроницаемость
- механическое сопротивление
- ингибиторы
- отсутствие тормозящего действия

внутренних:
- пониженная газопроницаемость
- нормальная газопроницаемость

Рис. 1

лить тип покоя семян, а следовательно, и условия, необходимые для его нарушения. Предлагаемая классификация имеет несомненные преимущества по сравнению с другими классификациями, однако и в ней легко усмотреть ряд слабых мест, свидетельствующих о малой изученности некоторых важных сторон явления покоя.

ЛИТЕРАТУРА

Аксентьев Б. Н. 1934. Ботан. журн. 19, 5:419—433.

Бычихина Е. А. 1929. Зап. по семеновед., 6, 3.

Варасова Н. Н. 1956. Тр. Ботан. инст. АН СССР. Сер. 4. 11; 370—387.

Голубкова А. Д. 1963. Научн. тр. Акад. комм. х-ва, им. Памфилова, Сб. «Благоустройство городов», 24, М.—Л.

Грушвицкий И. В. 1956. Ботан. журн. 41, 7 : 1021—1023.

Грушвицкий И. В. 1961. Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений. Изд. АН СССР «Комаровские чтения».

Заборовский Е. П. и Н. Н. Варасова. 1961а. Изв. высш. Уч. Зав. Лесн. Журн. 1:153—154.

Заборовский Е. П. и Н. Н. Варасова. 1961б. Сб. работ ЦНИИЛХ, 4 : 228—243.

Заборовский Е. П. и Н. Н. Варасова. 1961в. Ботан. журн., 46, 8:1169—1171.

Кретович В. Л. 1941. ДАН СССР, 33, 2:151—154.

Кретович В. Л. 1945. Физиолого-биохимические основы хранения зерна. Изд. АН СССР.

Крокер В. 1950. Рост растений. Изд. ИЛ. М.

Крокер В. и Л. Бартон, 1955. Физиология семян. Изд. ИЛ. М.

Николаева М. Г. 1950. Ботан. инст. АН СССР. Сер. 4, 7:78—136.

Николаева М. Г. 1951. Тр. Ботан. инст. АН СССР. Сер. 4, 8:234—256.

Николаева М. Г. 1959. Тр. Ботан. инст. АН СССР. Сер. 4, 13:198—235.

Николаева М. Г. 1962. Ботан. журн., 47, 12:1823—1835.

Николаева М. Г., В. Г. Юдин. 1964. Сб. «Рост, развитие растений и урожай». Тр. БИН, сер. 4, 17:5—23.

Овеснов А. М. 1965. Морфология и экология прорастания семян дикорастущих злаков. Автореф. докт. дисс. Пермь.

Попцов А. В. 1953. Тр. Гл. ботан. сада АН СССР, 3:58—105.

Попцов А. В. 1965. Биология затрудненного прорастания семян. Докл. по опубл. раб. на соиск. уч. степени докт. биол. наук. М.

Шумилина Э. К. 1949. Подготовка к посеву семян древесных и кустарниковых пород. Гослесбумиздат. М.—Л.

Asakawa S., 1956. Bull. Forest. Exp. St., 83;1—18.

Barton L. V., 1939. Scient. Hortic., 7; 186—193.

Barton L. V., 1944. Contrib. Boyce Thompson Inst., 13, 5:259—271.

Barton L. V., 1945. Ann. N, Y. Acad. Scient. 46:185—208.

Crocker W. 1916. Amer. J. Bot., 3:99—120.

Flemion F. 1934. Contrib. Boyce Thompson Inst. 6, 1:91—102.

Gemma T. 1957. Agr. Forest. Soc. Jaran (Jamagato) 11:3—5.

Hussey G. 1958. Ann. Bot., 22, 86; 259—284.

Kahn A. 1960. Plant Physiol., 35, 3:333—339.

Koblet R. 1937. C. r. Ass. Int. Ess. Sem. 9, 2:82—122.

Nyman B. 1963. Studia Forestalia Suecica, 2:164.

Stokes P. 1965. Temperature and seed dormancy. Encyclopedia of plant Physiology. 15/2:746—796.

Suszka B. 1962. Arbor. Kornickie, VII, 189—275.

Thornton N. C. 1945. Contrib. Boyce Thompson Inst., 13, 10:487—501.

Vegis A. 1964. Annual Rev. Plant Physiol., 15:185.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР
Ленинград

А. В. ПОПЦОВ

НЕКОТОРЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ НАД ИНДУЦИРОВАНИЕМ ПОКОЯ СЕМЯН ПУТЕМ ВОЗДЕЙСТВИЯ НИЗКОЙ ТЕМПЕРАТУРОЙ

В своей классификации типов покоя семян Крокер (Crocker, 1916) в качестве седьмого типа вводит представление о вторичном или индуцированном покое. Индуцированный покой возникает под влиянием различного рода воздействий и может быть вызван как у семян. обладающих первичным покоем, так и у семян более или менее легко прорастающих в определенных условиях. Общим правилом можно считать, что состояние вторичного покоя вызывается условиями, неблагоприятными для прорастания (Крокер, 1950; Николаева, Козлова и Юдин, 1960; Barton, 1965).

Воздействия, индуцирующие покой, довольно разнообразны. В обзорной работе по покою семян Бартон (1965), на основании литературных данных, указывает на следующие воздействия, которые у тех или иных семян вызывали состояние покоя: ограничение газообмена, высокая температура, условия освещения у светочувствительных семян, осмотическое давление, обработка некоторыми химическими веществами.

Вероятны случаи возникновения вторичного покоя при воздействии веществ растительного происхождения — выделений растений, продуктов разложения растительных остатков.

В производственной практике явления вторичного покоя могут иметь большое значение. В природных условиях вторичный покой, по-видимому, играет значительную роль при длительном пребывании семян в почве.

В наших работах по изучению биологии прорастания семян мы наблюдали случаи возникновения покоящегося

состояния семян при воздействии низкой температуры на влажные семена (обычно в условиях стратификации). Из опубликованных нами сообщений укажем на работы с семенами крым-сагыза, Taraxacum megalorrizon Hand.-Mazz., (Попцов, 1935) и с семенами сафлора шерстистого, Carthamus lanatus L. (Попцов, 1951) Дальнейшие наблюдения показали, что как биология семян сафлора, так и способность их впадать в состояние покоя под действием низкой температуры, в значительной степени может изменяться в зависимости от условий произрастания растений и созревания семян, а именно: чем более южного происхождения семена, тем выше лежит оптимум прорастания, тем сильнее проявляется способность впадать под действием низкой температуры в состояние покоя, и наоборот.

Переходим к изложению других наблюдений.

Coronaria coriacia Schischk (гвоздичные). Семена сбора в Гл. бот. саду. Ход постепенного уменьшения всхожести по мере выдерживания набухших семян при +2° представлен в табл. 1.

Таблица 1

Прорастание семян Coronaria coriacia

Продолжительность воздействия низкой температуры (в днях)	Температура проращивания, °С						
	12	18—20	25	30	35	20—30	10—30
0 (контроль)	14	88	96	70	0	98	100
20	2	46	20	4	0	68	74
50	—	16	0	0	0	0	2
90	4	6	4	0	0	0	4

Всхожесть после 90-дневного выдерживания при низкой температуре (стратификации при +2°) упала почти до нуля при всех условиях проращивания. Интересно отметить, что температура +2°, индуцирующая покой этих семян, в то же время сама по себе не представляет, по-видимому, препятствий для их прорастания, хотя и замедленного: при продлении стратификации до 4½ месяцев обнаружено было до 40% проросших в этих условиях семян.

Melandrium noctiflorum (L.) Fr. (гвоздичные). По-

степенное падение всхожести под влиянием низкой температуры иллюстрируется данными табл. 2.

Таблица 2

Прорастание семян Melandrium noctiflorum

Происхождение семян	Продолжительность воздействия низкой температурой	Температура проращивания, °С					
		12	18	25	30	35	20-30
Главный ботанический сад, Москва	0 дней (контроль)	6	62	98	98	13	100
	20 »	4	42	72	20	2	100
	45 »	0	2	78	18	0	100
	90 »	0	2	34	40	6	100
	120 »	0	0	4	4	4	100
ФРГ Бремен	0 дней (контроль)	88	94	99	96	0	100
	20 »	100	100	96	96	0	100
	45 »	68	96	100	80	0	100
	90 »	0	12	60	10	0	100
	120 »	0	0	0	0	0	100

В противоположность семенам Coronaria coriacia воздействие низкой температуры приводит здесь к резкому падению всхожести только при постоянных температурах; однако при проращивании при переменной температуре мы неизменно получали полную (100%) всхожесть. Таким образом, состояние индуцированного покоя у семян M. noctiflorum носит относительный характер и сводится к сужению диапазона условий, при которых эти семена могут прорастать. Отрицательного действия стратификации на прорастание семян у других видов Melandrium обнаружено не было, за исключением M. balansae Boiss., у семян которого наблюдалось некоторое снижение всхожести после довольно длительной стратификации. Примерно такое же «поведение» свойственно было семенам Viscaria viscosa и Silene commutata, S. nutans.

Turritis glabra L. (крестоцветные). Воздействие низкой температуры вызывает значительное уменьшение всхожести при всех условиях проращивания, в том числе и при резко переменных температурах (табл. 3).

Таблица 3

Прорастание семян Turritis glabra

Продолжительность действия низкой темпер. (дни)	Температуры проращивания, °С								
	6	12	18—20	25	30	35	20—30 день	10—30 день	10—30 ночь
0 (контроль)	2	38	54	58	52	0	76	100	100
70	0	0	0	10	22	6	28	20	16

Datura stramonium L. (пасленовые). Воздействие низкой температуры приводит к тому, что семена прорастают только при оптимальной температуре (35°), хотя и в этом случае всхожесть заметно уменьшается (от 100% до 72%). Таким образом, диапазон условий для прорастания становится более узким.

Подытоживая сказанное, следует отметить, что представленный в настоящем сообщении материал был получен при изучении биологии прорастания семян, а не в результате специально поставленных исследований. Тем не менее на основании его можно считать, что возникновение индуцированного покоя семян под воздействием низкой температуры не представляет, видимо, исключительного явления, так как оно констатировано нами у представителей различных семейств — сложноцветных, гвоздичных, крестоцветных, пасленовых.

ЛИТЕРАТУРА

Крокер В. 1950. Рост растений. ИЛ. М.

Николаева М. Г., Козлова Л. М., Юдин В. Г. 1960. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 4, в. 14.

Попцов А. В. 1935. ДАН СССР, т. 2, № 8—9.

Попцов А. В. 1951. Бюлл. Гл. бот. сада, в. 9.

Barton L. 1965. Handb. d. Pflanzenphysiol, 15 (2); 699.

Crocker W. 1916. Am. J. Bot., v. 3.

Главный ботанический сад
Академии Наук СССР.
Москва

Т. Г. БУЧ

ЗАТРУДНЕННОЕ ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН ROSA CANINA L. И ЕГО ПРЕОДОЛЕНИЕ

Представители семейства Rosaceae имеют семена с затрудненным прорастанием. Одни из них (Crataegus L., Cotoneaster Medik, Rosa L.) обладают этим свойством в большей степени, другие — Spiraea L., Sorbaria A. Br и др. — в меньшей.

По классификации В. Крокер и Л. Бартон (1955) и М. Г. Николаевой (1966) семена с подобным типом прорастания относятся к семенам с комбинированным покоем, вызываемым водонепроницаемостью покровов и состоянием живых частей семени.

Шиповник обыкновеный или собачий (Rosa canina L.) является примером семян с ярко выраженными свойствами комбинированного покоя.

Однолетние сеянцы шиповника обыкновенного служат одним из лучших объектов для подвоя культурных роз, спрос на которые в стране возрастает из года в год. Поэтому очень важно научиться получать дружные всходы в кратчайший срок.

В природных условиях семена шиповника распространяются птицами и животными (Левина, 1957).

На глубину и длительность покоя семян R. canina, как и других видов шиповника и гибридных роз, сильное влияние оказывает год сбора и район местопроизрастания семенников.

Абрамс и Хэнд (Abrams a. Hand, 1956) обнаружили тесную зависимость глубины покоя семян от температурных условий созревания. Они установили, что чем ниже температура в период созревания, тем глубже покой, и наоборот.

В естественных условиях, при прохождении орешков шиповника через желудочно-пищеварительный тракт

птиц и животных, семена подвергаются химическим и механическим воздействиям, в значительной степени облегчающим прорастание этих семян, сокращая сроки покоя.

Обычно при посеве семян весной без предварительной подготовки, всходы Rosa canina L. получаются редкие, недружные, а иногда не появляются и совсем. Получаются, так называемые, «мертвые посевы». И лишь на 2—3-й год после посева семена всходят полностью.

Большинство авторов (Кичунов, 1941; Махатадзе, 1949; Мисник, 1949; Гладкий, 1954; Abrams a. Hand, 1956 и др.) рекомендуют стратифицировать семена R. canina в течение года и высевать следующей весной. Тинкер (Tinker, 1935), Роули (Rowley, 1956) считают, что на ускорение прорастания семян шиповника лучше всего влияет двойная стратификация: два месяца при комнатной температуре и два при 0°.

Позднее Абрамс и Хэнд разработали способ получения проростков R. canina в стерильных условиях путем выделения зародышей из нестратифицированных семян, независимо от условий их созревания, и получили высокую всхожесть (85—100%).

Мы поставили перед собой задачу — попытаться получить высокую всхожесть и дружность прорастания семян в первую же весну после сбора.

Опыты проводились с семенами, выделенными из вполне зрелых и высушенных плодов. Для выяснения роли зародыша в затрудненном прорастании семян шиповника мы выделили их из нестратифицированных семян и прорастили при различных температурах в обычных, не стерильных условиях. Получена высокая всхожесть в сравнительно широкой температурной зоне: при 25° — 86%, 30° — 30%, 18° — 100%. 10° — 95%, 5° — 86%, 10—13° — 100%. Проростки имели нормальный вид, однако прорастание растянулось на длительный срок (при 10—5° до 50—60 дней). Выделив зародыши из стратифицированных семян, мы получили мощные проростки в течение недели (кроме варианта 5°). Попытка получить проростки из зародышей в семенной кожуре не увенчалась успехом. Удаление семенной кожуры с остатком эндосперма незамедлительно приводило к прорастанию.

В дальнейшие опыты были включены варианты с

различным сочетанием теплой и холодной стратификации, предварительной обработкой семян концентрированной серной кислотой, слабой щелочью, подкислением субстрата при стратификации. Обработка серной кислотой проводилась в течение 1 часа при комнатной температуре. Общая длительность предпосевной подготовки — 6,5 месяцев (3 мес. теплой стратификации при 20—25° и 3,5 мес. — холодной, +5°). Проращивание подготовленных таким образом семян шиповника, проводилось при 10—12° и 20°. В качестве контроля нами были использованы семена, прошедшие стратификацию в течение 6,5 мес. при температуре +5°.

В результате опытов было выяснено, что обычная холодная стратификация в течение 6,5 мес. и она же в сочетании с умеренным промораживанием оказались малоэффективна. Отрицательные результаты показали и варианты с предварительной обработкой семян слабой щелочью с последующей холодной стратификацией. Подкисление субстрата в период стратификации также не дало положительных результатов.

Данные по динамике прорастания семян R. canina после различных обработок сведены в табл. 1, где представлены лишь некоторые варианты.

Таблица 1

Динамика прорастания семян R. canina после различных обработок

Варианты обработки / Длительность обработки в днях	Проросло в %									
	при 20°					при 10°				
	5	7	18	21	40	5	7	18	21	45
Холодная стратификация	0	0	2	2	2	0	0	0	0	2
Теплая стратиф. (25°) + холодная стратиф. (+5°)	14	16	18	18	18	20	10	54	54	58
Серная кислота 1 час + холодная стратификация	12	14	14	14	14	8	10	16	16	18
Серная кислота 1 час. + тепл. стратиф. +25°, + холодная +5°	68	68	72	72	72	40	52	72	74	78
Серная кисл. 1 час + тепл. +20°, + холодн. +5°	60	60	66	66	66	28	48	76	82	84

Как видно из табл. 1, относительно полное и дружное прорастание семян R. canina может быть достигнуто только при условии комбинированной подготовки, состоящей из обработки семян серной кислотой в течение 1 часа, теплой стратификации при +20—25° в течение 3 мес. и холодной стратификации при +5° до посева.

Важное значение имеет температура при высеве семян, прошедших предпосевную подготовку; она не должна превышать 20°.

Приходим к следующим выводам:

1. Затрудненное прорастание семян Rosa canina L. обусловливается задерживающим влиянием плодовой оболочки, семенной кожуры с остатком эндосперма и состоянием самого зародыша.

2. Наиболее эффективной подготовкой к посеву является комбинированная подготовка, состоящая из 3 звеньев:

а) обработка концентрированной серной кислотой в течение 1 часа;

б) теплой стратификации при (20—25°) в течение 3 мес.;

в) холодной стратификации при +5° в течение 3,5—4,5 мес. (в зависимости от глубины покоя).

3. Выводы, сделанные выше в отношении семян R. canina, можно перенести и на ряд других представителей семейства Rosaceae, имеющих твердые покровы семян. Варьировать будут лишь экспозиции обработки серной кислотой (например, для семян Fragaria ananassa v. sempeflorens — ремонтантной земляники — она равна 10 минутам, а для Crataegus оптимальной является 4,5 часа) и длительность теплой и холодной стратификации, от 1,5 мес. для земляники и 4,5—6 мес. для боярышника.

ЛИТЕРАТУРА

Гладкий Н. П. 1954. Питомник декоративных деревьев и кустарников. М.—Л., Сельхозгиз.

Кичунов Н. И. 1941. Цветоводство. М.—Л., Сельхозгиз.

Крокер В. и Бартон Л. 1955. Физиология семян. Изд. Иностр. лит.

Левина Р. Е. 1957. Способы распространения плодов и семян. Изд. Моск. ун-та.

Махатадзе Л. Б. 1949. Тр. Бот. сада. АН Арм. ССР, т. 2

Мисник Г. Е. 1949. Производственная характеристика семян деревьев и кустарников городских насаждений. Изд. Мин коммун. хоз. РСФСР.

Николаева М. Г. 1966. Автореферат дисс. на соиск. уч. ст доктора биол. наук. Ленинград.

Abrams G. a Hand M. 1956. Am. J. Bot. v. 43, N1.

Rowsley G. 1956. Amer. Rosa Ann. v. 41.

Tinker M. 1935. J. Roy. Hortic. Soc. v. 60.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР.
Москва

И. В. ГРУШВИЦКИЙ

К МЕТОДИКЕ ИЗУЧЕНИЯ СЕМЯН С НЕДОРАЗВИТЫМ ЗАРОДЫШЕМ

Семена с недоразвитым зародышем — семена, в которых к моменту созревания на материнском растении процесс формирования зародыша остается незавершенным; процессы эмбрионального развития завершаются в опавшем с растения семени в течение более или менее длительного периода пребывания его в почве (Грушвицкий, 1961).

В последние годы уделяется все больше внимания к исследованию семян этого типа, поскольку многие представители семейств лютиковых, аралиевых, зонтичных и других представляют большой практический интерес как растения лекарственные, декоративные, технические и т. д. В то же время семенное размножение у многих из них является единственным средством возобновления. Замедленное прорастание семян с недоразвитым зародышем затрудняет введение таких растений в культуру. Работы в этом направлении ныне проводятся в Ленинграде (Ботанический институт им. В. Л. Комарова, АН СССР), Москве (Главный Ботанический сад, АН СССР), Новосибирске (Центральный Сибирский ботанический сад, СО АН СССР), Владивостоке (Институт биологических активных веществ, ДВФ СО АН СССР) и т. д.

Накопленный в ходе этих исследований опыт позволяет наметить некоторые специфические приемы для установления в возможно более короткие сроки оптимального (в каждом отдельном случае) режима для ускоренного проращивания семян. Эти специфические приемы основаны на учете своеобразных особенностей,

дозревания, свойственных семенам с недоразвитым зародышем.

Прежде всего это — рост зародыша, увеличение длины которого можно использовать как критерий при сравнении эффективности различных вариантов опыта. Рост зародыша начинается сразу или почти сразу после помещения семян в благоприятные для дозревания условия стратификации. Большое преимущество данного критерия поэтому заключается в его применимости на самом начальном этапе длительной, иногда двух- и даже трехэтапной стратификации.

Методика применения этого критерия не сложна. Семена во взятой для проверки пробе (20—50 семян) разрезаются вдоль по линии шва семени (косточки) на две равные половинки. Срез должен быть точным, особенно при исследовании свежесобранных семян. В дальнейшем, благодаря увеличению размеров (не только длины, но и толщины) зародыша и размягчению покровов семени, даже не вполне точный срез дает возможность определить длину зародыша без ошибки. При достижении некоторого опыта, даже мелкие семена разрезаются в большинстве случаев достаточно точно. Обе половинки семени помещаются на предметное стекло и рассматриваются в отраженном свете под микроскопом с измерительным приспособлением (мы используем для этой цели микроскоп биологический стереоскопический — МБС-1). Для измерения длины зародыша следует определить, какая из двух половинок содержит полный по длине срез зародыша и найти (круговым перемещением предметного стекла) наиболее удачное положение среза, при котором зародыш будет выявляться по всей длине наиболее отчетливо.

Для определения длины зародыша, достигшего в ходе дозревания несколько большей длины и плотности тканей, и при условии растрескивания или размягчения эндокарпия (или спермодермы), можно воспользоваться методом выдавливания. Методика выдавливания зародышей, их окрашивания и анализа освещена в работе А. В. Дорошенко (1933).

Наконец, в отношении некоторых редких растений, семена которых будут у экспериментатора в крайне ограниченном количестве (семена тропических растений, получаемых по обмену и т. д.) может оказаться при-

годным и метод рентгенофотографирования. В применении к семенам (в основном для определения качества посевного материала (этот метод освещен в работах шведских (Simak, 1957; Simak, Gustafsson, Granström, 1957) и индийских (Kamra, 1961; Swaminathan, Kamra, 1961) ботаников (см. также Бартон, 1964).

Второй специфической особенностью семян с недоразвитым зародышем является растрескивание твердых покровов семени — эндокарпия у одних растений (например, у женьшеня и других аралиевых), спермодермы — у других (например, у лютиковых, у бересклетов и т. д.). Растрескивание покровов сопровождает структурное дозревание зародыша и обычно наступает во второй половине периода теплой стратификации. По проценту семян с растрескавшимися покровами в пробе, которую можно брать сколь угодно большой, поскольку проверенные семена без повреждения возвращаются для продолжения стратификации (рекомендуется брать по 100 семян в 2—3 повторностях), можно судить о достигнутой степени дозревания зародыша в стратифицируемых семенах (Грушвицкий, 1960).

Названные критерии применимы на различных этапах исследования семян с недоразвитым зародышем.

1. Определение исходного состояния зародыша

В отношении замедленно прорастающих семян важно иметь какие-либо ориентировочные сведения для установления целесообразных вариантов опыта по проращиванию. Такую ориентировку дает прежде всего определение средней длины зародыша в свежесобранных семенах. Как правило, чем мельче зародыш, тем более замедленным является прорастание семян, тем вероятнее их потребность для дозревания в длительном периоде теплой стратификации. Так, семена женьшеня (Panax ginseng C. A. Mey) с зародышем 0,2—0,3 мм дл. нуждаются в 4-месячной теплой стратификации, семена панакса ложный женьшень (P. pseudoginseng Wall.), имеющие более крупный зародыш длиной около 1 мм, имеют потребность лишь в 3—4-недельной теплой стратификации. В. П. Валишина и Н. В. Цингер (1952) приводят весьма убедительные в этом

плане данные в отношении представителей родов Aconitum L и Nigella L. (табл. 1).

Таблица 1

Зависимость всхожести семян Aconitum и Nigella от размеров зародыша (по Валищиной и Цингер, 1952)

Название растения	Отношение длины зародыша к длине эндосперма	Всхожесть, %
Nigella sp.	0,460	100
Aconitum anglicum	0,285	85
A. pyramidale	0,250	70
A. baicalense	0,217	30
A. maximum	0,178	5
A. excelsum	0,166	0
A. villosum	0,142	0

Заметим, что непроросшие в этом опыте в течение двухмесячного срока семена, оставаясь жизнеспособными, очевидно, сохраняли возможность прорасти, но лишь после более длительной стратификации и, возможно, при переменном температурном режиме.

О том же говорят данные, полученные при исследовании пониженной всхожести семян огородных зонтичных (Borthwick, 1931; Robinson, 1954 и др.). Установлено, что определенный процент семян моркови, укропа, сельдерея, пастернака отличается недоразвитием зародыша (их может быть до 20% в партии семян). Эти семена, как показано Бортвик (Borthwick, 1931), могут прорасти лишь после длительной (четырехмесячной) теплой стратификации, в то время как типичные для этих растений семена с линейным зародышем прорастают спустя 2 недели после намачивания.

Когда недоразвитие зародыша свойственно лишь части семян, определение исходной величины зародыша необходимо для выявления разнокачественности семенного материала по этому показателю (Грушвицкий, Агнаева, Кузина, 1963). В таких случаях, наряду с определением средней длины зародыша, данные измерений целесообразно разбивать по ступеням длины.

Результаты измерений при этом могут быть представлены или в виде таблицы (табл. 2) или диаграммой (см. рис. 2 в вышеуказанной статье Грушвицкого и соавторов).

Приведенные таким образом результаты измерений показывают, в данном случае, что даже в условиях сухого хранения в семенах моркови с недоразвитым зародышем происходит постепенный его рост (семян с зародышем 0,3—0,5 мм в партии свежесобранных семян — 13%, а в партии семян пролежавших 7—10 лет — всего 1—2%).

2. Проведение рекогносцировочных опытов

Кроме исходного состояния зародыша, крайне важно знать степень его развития, в частности размеры, в момент перед прорастанием, т. е. иметь представление о том, во сколько раз увеличивается зародыш за все время предпосевной подготовки. Такие сведения в ряде случаев можно получить предварительно при прорастании семян исследуемого вида вне опыта. Если уловить момент начала прорастания партии семян, то, наряду с проклюнувшимися семенами, всегда можно обнаружить семена еще не начавшие прорастать, хотя и вполне подготовленные к прорастанию.

Полученные данные (например, у Aralia mandshurica Rupr. et Maxim. зародыш увеличивается в длину в 7 раз, у женьшеня — в 18—20 раз, у Acanthopanax sessiliflorum (Rupr. et Maxim.) Seem. — в 25—30 раз и т. д.) позволяют ориентироваться в ходе структурного дозревания зародыша при проведении рекогносцировочного, а затем и основного опытов.

Более обстоятельные данные для определения целесообразных вариантов опыта по проращиванию дают специальные кратковременные рекогносцировочные опыты.

Рекогносцировочный опыт закладывается в чашках Петри в любое время года и практически на любом, имеющемся в данное время (до сбора или получения семян для основного опыта) количестве семян, распределяемых в резко различные варианты (при 1°—3°, при 18°—20°, с обработкой гиббереллином и т. д.). Если на 15—20-й день анализ покажет, что средняя длина

Таблица 2

Распределение семян моркови «Ленинградской» по ступеням длины зародыша в образцах различных лет сбора (в зависимости от продолжительности сухого хранения)

Год сбора семян	Продолжительность сухого хранения, лет	Количество семян в пробе (в %) с зародышем длиной, мм									Средняя длина зародыша, мм
		0.30—0.50	0.51—0.70	0.71—0.90	0.91—1.10	1.11—1.30	1.31—1.50	1.51—1.70	1.71—1.90	1.91—2.10	
1950	10	2	18	36	31	11	2	—	—	—	0,93±0,02
1953	7	1	27	35	22	7	4	3	1	—	0,85±0,03
1955	5	8	14	38	28	6	1	—	2	1	0,89±0,03
1957	3	6	24	26	23	12	5	1	2	1	1,01±0,03
1960	0	13	26	33	19	7	1	1	—	—	0,93±0,02

зародыша больше в варианте с 18°—20°, делается вывод о необходимости теплой стратификации и тогда этому и близким по уровню температуры вариантам в основном опыте уделяется особое внимание. Если роста зародыша как в тепле, так и на холоде не наблюдается, можно думать, что семена или нуждаются в другой определенной (с очень небольшим диапазоном) температуре стратификации или в трехступенчатой стратификации (холод—тепло—холод), как это имеет место, например, у семян Trillium erectum L.

Таким образом, по прошествии 2—3 недель исследователь может иметь ценные предварительные данные для разработки схемы основного опыта.

Еще более быстрые результаты в рекогносцировочном опыте можно получить, применяя обработку семян с недоразвитым зародышем ростовыми стимуляторами. Как мы показали (Грушвицкий, Лимарь, 1965), рост недоразвитого зародыша в стратифицируемых семенах более или менее значительно ускоряется под действием гиббереллина. Как видно из табл. 3, в опыте с семенами свободноягодника колючего (Eleutherococcus senticosus (Rupr. et Maxim.) Maxim) уже на 16-й день отчетливо проявилось стимулирующее влияние гиббереллина. Положительная реакция на обработку гибереллином подсказывает в этом случае целесообразность включения соответствующих вариантов в схему основного опыта.

В ходе рекогносцировочного опыта в ряде случаев обнаруживается неодинаковое поведение семян. У большей или меньшей их части зародыш даже при наличии благоприятных (в целом) условий стратификации остается инертным — растет очень медленно (табл. 4; вариант с обработкой водой).

В данном случае, при средней длине зародыша 1,2—1,3 мм у 10, а во второй повторности у 11 из 20 семян (50—55%) зародыши и после двухмесячной теплой стратификации оставались мелкими (0,4—0,6 мм). От них резко отличаются все остальные семена с энергично растущим зародышем. Это позволяет заранее прогнозировать примерный процент всхожести в данной партии семян (в приведенном случае он должен составить около 45—50%) и побуждает включить в схему основного опыта вариант, позволяющий стимулировать

Таблица 3

Влияние гиббереллина на рост зародыша в стратифицируемых семенах Eleutherococcus senticosus (Rupr. et Maxim.) Maxim.

Варианты опыта. Обработка в течение 24 часов перед стратификацией	Средняя длина зародыша, мм			
	исходная	на 16-й день	на 40-й день	на 60-й день
Гиббереллин 0,05%	0,25	0,70	1,20	1,90
Гиббереллин 0,025%	0,25	0,50	0,80	1,70
Контроль (вода)	0,25	0,30	0,40	0,90

инертные зародыши. Таким средством в ряде случаев оказывается предварительная обработка семян гиббереллином, что и показывает результат второго варианта того же опыта (табл. 4; гиббереллин). Под действием гиббереллина не только значительно ускоряется рост зародыша, но и выравнивается вся партия семян.

Учитывая наличие в контроле (вода) семян с инертным зародышем, правильное представление об ускорении роста зародыша гиббереллином можно получить, выводя среднее только из тех цифр, которые относятся к семенам с активно растущим зародышем (средняя длина — 2,0—2,1 мм). Но при этом естественно необходимо брать для анализа пробу из большего числа семян.

3. Получение данных о дозревании семян в ходе основного опыта

Рост зародыша в стратифицируемых семенах, как мы убедились в процессе изучения семян женьшеня и других аралиевых, и как показано Хацциус (Haccius, 1953) на примере Eranthis hiemalis L. (рис. 1), происходит более или менее равномерно в течение всего периода теплой стратификации. Это позволяет по средней длине зародыша во взятой пробе семян в каждый данный момент определять достигнутый уровень дозревания. В то же время это позволяет, сопоставляя цифры средней длины зародыша в разных вариантах, уже в ходе опыта устанавливать какой из них является оптимальным.

Таблица 4

Длина зародыша в отдельных семенах женьшеня к концу второго месяца теплой стратификации при 18°—20° в зависимости от способа предварительной обработки

Варианты опыта. Обработка в течение 24 часов перед стратификацией	Повторности	Длина зародыша (в мм) в семенах пробы										
		первом	2	3	4	5	6	7	8	9	10 20	Средняя длина зародыша, мм
Контроль (вода)	1	0,52	2,1	2,2	0,5	2,5	0,6	0,4	1,6	0,7	0,5....2,1	1,2
»	2	0,6	0,6	0,4	2,7	2,0	2,3	1,6	1,5	0,6	0,5....1,9	1,3
Гиббереллин										4,2	3,2....3,5	3,6
(0,05%)	1	3,1	3,6	3,1	4,2	3,8	3,5	3,9	3,5	3,4	3,6....4,0	3,6
»	2	4,2	4,2	2,4	3,9	4,4	5,4	3,6	3,4			

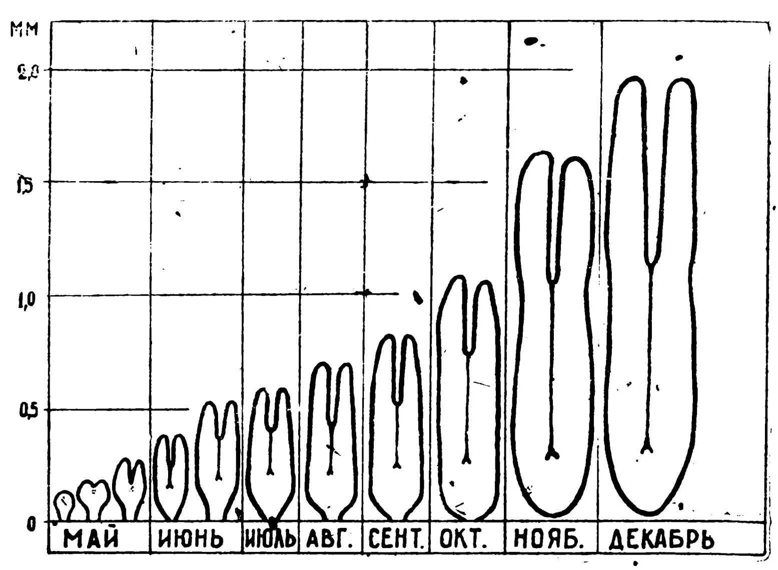


Рис. 1. Развитие зародыша в семени Eranthis hiemalis в процессе стратификации (по Хацциус, 1953)

В качестве примера можно привести данные И. А. Ивановой (1965), касающиеся семян акантопанакса сидячецветного (Acanthopanax sessiliflorum (Rupr. et Maxim.) Seem.) (табл. 5).

Таблица 5

Рост зародыша внутри семени Acanthopanax sessiliflorum (Rupr. et Maxim.) Seem. при разных температурных условиях (по Ивановой, 1965)

Варианты опыта. Температура стратификации	Исходная длина зародыша, мм	Длина зародыша (в мм) после стратификации в течение, дней						
		15	30	45	64	76	90	105
2	0,16—0,18	—	—	—	0,16	0,17	0,18	0,22
5	0,16—0,18	—	—	—	0,18	0,19	0,19	0,21
12	0,16—0,18	—	—	—	0,40	0,46	0,36	0,38
20	0,16—0,18	0,23	0,39	1,02	2,30	2,70	3,14	3,95
25	0,16—0,18	0,21	0,31	0,45	0,58	—	0,67	—
30	0,16—0,18	0,27	0,23	0,27	0,30	—	0,33	—

Уже на 45-й день опыта отчетливо определилось, что оптимальной для теплой стратификации семян этого вида акантопанакса является температура 20°.

При аналогичном сопоставлении данных по средней длине зародыша в опыте с обработкой семян свободноягодника колючего растворами гиббереллина различных концентраций выявляется, что лучшие результаты в этом случае дает концентрация 0,05% (см. табл. 3).

Другим критерием для установления хода дозревания семян с недоразвитым зародышем в вариантах основного опыта, является визуальное определение процента семян с растрескавшимися семенными покровами (эндокарпием или спермодермой).

В одном из наших опытов с семенами женьшеня были получены следующие данные (табл. 6).

Таблица 6

Зависимость увеличения зародыша в семенах женьшеня и раскрывания эндокарпия от температуры в конце периода теплой стратификации

Варианты опыта. Температура стратификации	Средняя длина зародыша (в мм) при стратификации в течение...		Количество семян в пробе с раскрывшимся эндокарпием (в %) при стратификации в течение...	
	3 мес.	4 мес.	3 мес.	4 мес.
2°—3°	0,4	0,5	0	0
18°—20°	2,3	3,9	27	68

Как видно, с увеличением средней длины зародыша возрастает и процент семян с раскрывшимся эндокарпием. В конце 4-го месяца (завершающий месяц теплой стратификации), когда зародыш, разрастается во всю длину семени, достигается и максимальный для данной партии семян процент «раскрывшихся» семян. Интересно отметить, что на корейских плантациях женьшеня этот критерий издавна применяется эмпирически для установления процента всхожести семян; имеется в виду их всхожесть в первую весну (подробнее см. Беликов, Им Рок Зе, Грушвицкий, Хон Ен, 1960).

Систематический контроль за ходом стратификации семян дает возможность по ходу работы вносить необходимые коррективы, например, путем постановки параллельного развернутого опыта по тому варианту, который покажет себя как наиболее перспективным.

Рекомендуемая методика требует введения в схему опыта особого раздела, отражающего сроки взятия проб для определения длины зародыша и процента семян с растрескавшимися покровами, количества семян в пробе и количества повторностей проб по каждому варианту.

Описанная здесь методика и новые приемы изучения, которые несомненно будут выявлены в ходе дальнейших исследований семян этого своеобразного типа, мы уверены, намного облегчат разработку режимов предпосевной подготовки для ускоренного проращивания семян многих полезных, в том числе вводимых в культуру растений, отличающихся недоразвитием зародыша.

ЛИТЕРАТУРА

Бартон Л. 1964. Хранение семян и их долговечность. М., «Колос».

Беликов И. Ф., Им Рок Зе, И. В. Грушвицкий, Хон Ен. 1960. Мат. по изуч. женьшеня и лимонника, вып. 4, изд. Дальневост. фил. СО АН СССР.

Валишина В. П., Н. В. Цингер. 1952. Бюлл. Гл. Бот. сада АН СССР, вып. 13.

Грушвицкий И. В. 1961. Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений (Комаровские чтения, вып. 14), М.—Л., изд. АН СССР.

Грушвицкий И. В., Е. Я. Агнаева, Е. Ф. Кузина. 1963. Бот. ж., т. 48, вып. 10.

Грушвицкий И. В., Р. С. Лимарь. 1965. Бот. ж., т. 50, вып. 2.

Дорошенко А. В. 1933. Ж. «Соц. растениеводство», вып. 7.

Иванова И. А. 1965. Бюлл. Гл. Бот. сада АН СССР, вып. 59.

Грушвицкий И. В. 1960. Матер. по изуч. женьшеня и лимонника, вып. 4, изд. Дальневост. фил. СО АН СССР.

Borthwick H, A. 1931. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., vol. 28.

Haccius B. 1963. Phytomorphology, vol, 13, 2.

Kamra S. K. 1961. Ind. J. Agric. Sci., vol, 31, 3.

Robinson R. W. 1954. Bot. Rev., vol. 30. 9.

Simak M. 1957. Med. Stat. Skögsforskninst., Stockh., t. 47 (4).

Simak M., A. Gustafsson, G. Granstrom. 1957. Proc. Int. Seed Test, Ass., vol. 22.

Swaminathan M. S., S. K. Kamra. 1961. Ind. J. Geneticsa Plant Breed., vol, 21, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград

И. А. ИВАНОВА

БИОЛОГИЯ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН С НЕДОРАЗВИТЫМ ЗАРОДЫШЕМ

Семена большинства покрытосеменных растений имеют зародыш, расчлененный на основные органы — семядоли, подсемедольное колено, почечку с зачатками стебля и листьев, зачаток корня и корневой чехлик.

В процессе эмбрионального развития семени на материнском растении происходит формирование эндосперма, зародыша и накопление запасных питательных веществ. Однако у некоторых представителей Angiospermae наблюдается торможение эмбриогенеза зародыша на ранних стадиях. В одних случаях это происходит на стадии проэмбрио, когда дифференциации на органы еще нет и зародыш представляет собой многоклеточное недифференцированное тело. В других случаях, когда только началась дифференциация на семядоли и ось зародыша. Еще Нетолицкий (Netolitzky, 1926) отмечал, что у отдельных Ranunculaceae и представителей других семейств зародыш быстро переходит в состояние покоя, задолго до своей полной дифференциации. Развитие зародыша в таких семенах идет в постэмбриональный период, в зрелом семени. Лакон (Lakon, 1914) дает следующее определение семенам с недоразвитым зародышем: «...семя ко времени опадения с материнского растения имеет недифференцированное клеточное тело, вместо зародыша. Превращение этого тела в зародыш происходит у опавших семян и, в зависимости от необходимого для этого времени, наступает соответствующая задержка прорастания».

Семена с недоразвитым зародышем — явление в растительном мире далеко не единичное. Число семейств, в которых в большей или меньшей степени рас-

пространены семена с недоразвитым зародышем, по мере изучения этого явления, все больше возрастает.

Замедленное прорастание, связанное с развитием и ростом зародыша внутри семени, характерно для потомков древних растений, населявших леса третичной эпохи (порядки Magnoliales, Ranales, Trochodendrales). Примитивность семян с недоразвитым зародышем неоднократно подчеркивалась многими ботаниками (Комаров, 1949; Тахтаджян, 1948; Грушвицкий, 1961а, б; Имс, 1964; Кречетович, 1952). Мартин (Martin, 1946), используя признаки внутренней морфологии семян, проследил их эволюцию. Семена с недоразвитым зародышем он поставил в основание своей системы. Надо, однако, отметить, что в отдельных случаях семена с недоразвитым зародышем свойственны и более высокостоящим на филогенетической лестнице растениям (Araliaceae, Umbelliferae).

Несмотря на довольно широкое распространение в растительном мире семян с недоразвитым зародышем, сведений об условиях, способствующих их прорастанию, далеко не достаточно.

Настоящая работа включала изучение внутренней морфологии и анатомии семян с недоразвитым зародышем, изучение влияния температурного фактора на доразвитие зародыша и прорастание, а также физиолого-биохимических процессов, происходящих при этом. Объектами служили семена представителей Ranunculaceae (61 вид), Paeoniaceae (7 видов), Schizandraceae (1 вид), Araliaceae (1 вид) и Umbelliferae (3 вида).

Семена изучавшихся растений довольно крупные, имеют обильный твердый эндосперм и маленький зародыш, лежащий в полости в микропилярном конце семени и окруженный лизированными клетками. Как показало изучение внутренней морфологии и анатомии семян, величина и степень дифференциации зародыша сильно варьирует в пределах семейства и рода. Так, среди лютиковых есть виды, гомогенный овальный зародыш которых не дифференцирован на органы и составляет 4,8—5,4% от длины эндосперма (Hepatica nobilis L., Anemone altaica Fisch.), а также виды, у которых зародыш до какой-то степени дифференцирован и составляет 15—30% от длины эндосперма (виды Aconitum,

Clematis и др.). Зародыш же у Nigella damascena L., составляющий 74,6% от длины эндосперма, имеет четко выраженную морфологическую и анатомическую дифференциацию. Эта разница в степени развитости зародыша в семенах лютиковых проявляется и в характере прорастания семян, и в требованиях к условиям прорастания.

В литературе имеются указания на то, что географическое происхождение семян, погодные условия года сказываются на величине зародыша. Это подтверждается и нашими данными. Длина зародыша в семенах Aconitum napellus L. разного происхождения, но одного года сбора, колебалась от 0,62 мм (репродукция ботанических садов Праги и Вены) до 1,37 мм (Руан). В семенах Heracleum sosnowskyi I. Manden. в зависимости от года сбора длина зародыша была от 0,99 до 1,67 мм.

Характерной особенностью семян с недоразвитым зародышем, в отличие от семян нормального типа, является то, что их прорастание возможно лишь после того, как зародыш пройдет этап дополнительного развития («доразвитие»). Причем развитие зародыша в семенах разных растений происходит при различных температурах, строго определенных для каждого вида. Например, оптимальными температурами для развития зародыша в семенах видов Hepatica оказались 12 и 20°С, а для видов Aconitum, Heracleum оптимальными температурами являются низкие положительные температуры, порядка 2—5°С. Следует отметить, что процесс доразвития зародыша обычно растянут даже и при оптимальных температурных условиях. У Hepatica nobilis он составляет 3 месяца, у Cimicifuga simplex Wormsk. — 7 мес., у Paeonia tenuifolia L. — 2—2,5 мес., у Acanthopanax sessiliflorum (Rupr. et Max.) Seem. — 8 мес., у Heracleum Sosnowskyi — 1,5 мес.

К моменту прорастания зародыш сильно увеличивается в длину и дифференцируется морфологически и анатомически. Зародыш Hepatica nobilis, например, увеличивается в длину в 35 раз, Acanthopanax sessiliflorum — в 25—30 раз, Cimicifuga simplex — в 11 раз, Heracleum sosnowskyi — в 3 раза, Paeonia tenuifolia — в 3 раза. При этом зародыш заполняет собой почти все семя, оболочка семени, как правило, растрескивается.

Для прорастания семян с таким уже развившимся зародышем также требуется определенный температурный режим. При отсутствии благоприятных температурных условий такие семена или совсем не прорастают или прорастают чрезвычайно долго. Так, семена разных видов Hepatica с развившимся зародышем оставались при комнатной температуре в течение 1,5—2 лет и при этом не прорастали, лишь после помещения их в условия пониженных положительных температур началось прорастание.

Изучение биологии прорастания семян некоторых лютиковых, а также пионов, лимонника, акантопанакса и борщевика показало, что у одних растений развитие, рост зародыша внутри семян и их прорастание идет в одних и тех же температурных условиях, тогда как у других для прохождения этих процессов требуется смена температур.

Было выявлено 4 оптимальных температурных режима:

I. Развитие зародыша и прорастание семян идет при пониженных положительных температурах (2—5°С) — виды Aconitum, Heracleum.

II. Развитие зародыша и прорастание идет при переменных в течение суток температурах: 12—30° (6 ч.) — Paeonia tenuifolia, P. intermedia C. A. M. и 18—30° (6 ч.) — P. anomala L., P. albiflora Pall., Anemone fasciculata L., Cimicifuga simplex.

III. Для развития зародыша необходима более высокая температура (20°С), для прорастания семян — более низкая (5°С) — Acanthopanax sessiliflorum.

IV. Развитие зародыша идет при более низкой температуре (12°С), а прорастание при высокой (20°С) — Schizandra chinensis (Turz.) Baill., семена Московской репродукции.

Период прорастания так же, как и период доразвития зародыша, отличается растянутостью.

Среди лютиковых есть виды, семена которых прорастают довольно быстро и в широкой температурной зоне — от 2°С до 25°С, включая переменные в течение суток температуры. Это Nigella damascena, Delphinium elatum L., Aquilegia colchica Kem-Nat.

С помощью гистохимических методик, в семенах с недоразвитым зародышем были прослежены локализа-

ция и динамика запасных питательных веществ, физиологически активных веществ и окислительных ферментов по мере роста в них зародыша. Были исследованы семена, имеющие недифференцированный зародыш (Hepatica, Acanthopanax), со слабо дифференцированным (3 вида Aconitum, Aquilegia colchica, Anemone fasciculata, Schizandra chinensis, Paeonia tenuifolia) и достаточно дифференцированным зародышем (Nigella damascena, Delphinium elatum, Heracleum).

Запасными питательными веществами у этих семян являются белки, жиры и клетчатка; крахмал отсутствует. В семенах с недоразвитым зародышем отсутствует аскорбиновая кислота, а реакция на гетероауксин и SH-группы очень слабая. Лишь семена Aquilegia, Delphinium и Nigella содержат аскорбиновую кислоту и достаточное количество гетероауксина и SH-групп. Из окислительных ферментов во всех семенах обнаружена пероксидаза, а в семенах Delphinium и Nigella также цитохромоксидаза.

Низкая ферментативная активность изучавшихся семян, за исключением Aquilegia, Delphinium и Nigella, является одной из причин медленного развития зародыша внутри семени и прорастания семян. Весьма вероятно, что низкая ферментативная активность примитивных семян, каковыми являются семена с недоразвитым зародышем, является причиной и приостановки эмбриогенеза зародыша на ранних стадиях развития.

Процесс доразвития зародыша в семенах с недоразвитым зародышем и их прорастание можно сдвинуть в сторону их ускорения, подвергая эти семена действию переменного температурного режима, гамма-облучению или обработке стимуляторами роста. У семян Acanthopanax удалось сократить период развития зародыша с 8 до 4—5 месяцев, помещая их на 3—3,5 месяца в 18—20°C, а затем в 12°C. Семена Hepatica nobilis, получившие дозы 50, 100, 200 и 500 рентген, стали прорастать на 58-й день, тогда как прорастание необлученных семян началось на 85-й день. Обработка раствором гиббереллина (концентрация 0,05%) ускоряла развитие и рост зародыша в семенах Hepatica nobilis, H. angulosa, Acanthopanax sessiliflorum, Schizandra chinensis.

ЛИТЕРАТУРА

Грушвицкий И. В. 1961а. Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений. Изд. АН СССР, М.—Л.

Грушвицкий И. В. 1961б. Морфогенез растений, т. II.

Имс А. 1964. Морфология цветковых растений. «Мир», М.

Комаров В. Л. 1949. Введение в ботанику. Сов. наука, М.

Кречетович Л. М. 1952. Вопросы эволюции растительного мира. МОИП, М.

Тахтаджян А. Л. 1948. Морфологическая эволюция покрытосеменных, МОИП, М.

Lakon G. 1914. Naturwiss., H. 44.

Martin A. C. 1946. Amer. Midl. Natur., v. 36, N 3.

Netolitzky F. 1926. Handbuch Pflanzenanat., B. 10.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР,
Москва

В. П. ПИСКУНОВ

К ВОПРОСУ О ГЕТЕРОКАРПИИ У АКСИРИСА ЩИРИЦЕВИДНОГО (Axyris amaranthoides L.)

Для многих представителей семейства маревых (Chenopodiaceae) характерно явление гетерокарпии (разноплодия). Сущность этого явления заключается в том, что на одном и том же растении формируются разного типа плоды, которые различаются по внешнеморфологическим, анатомическим и физиологическим свойствам.

Из литературы (Ильин, 1930 и др.) известно, что особенно четко гетерокарпия выражена у аксириса щирицевидного — однолетнего сорного растения. В Ульяновской области он встречается на железнодорожных насыпях, по обочинам проселочных дорог, на залежах, в канавах.

На каждой особи аксириса формируется 2 типа плодов:

а) продолговатые, с хорошо развитыми крыловидными придатками, легко прорастающие. (Для краткости в дальнейшем будем именовать их окрыленным. Рис. 1а);

б) овальные, со слабо развитыми крыловидными придатками, обладающие длительным периодом покоя. (Условно будем называть их бескрылыми. Рис. 1б).

Как видно на рисунке, плоды различаются не только по форме, но и по размерам. Наблюдается также различие и в анатомическом строении этих плодов. Особенно четко это различие выражено в толщине семенной кожуры (рис. 1). Околоплодник у обоих типов плодов очень тонкий, недифференцированный.

Физиологические различия разнотипных плодов наиболее четко проявляются в периоде покоя семян. Семена окрыленных плодов дружно прорастают сразу же после созревания на 3-й — 4-й день. Это обстоятельство

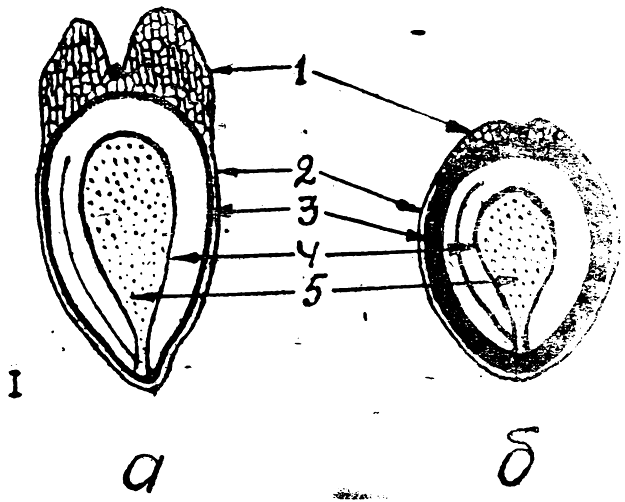


Рис. 1. Разнотипные плоды аксириса в продольном разрезе (схема): а — окрыленные, б — бескрылые.
1 — крыловидный придаток, 2 — околоплодник, 3 — семенная кожура, 4 — зародыш, 5 — перисперм.

подтверждает мысль некоторых исследователей о том, что зачатки, приспособленные к дальнему заносу, прорастают без периода покоя. (Котт, 1950; Любич, 1950). Из окрыленных плодов аксириса нам удалось вырастить растения и получить плоды.

Семена бескрылых плодов обладают длительным периодом покоя, продолжительность которого установить пока не удалось, хотя неоднократно ставились на проращивание и высевались в грунт плоды, хранившиеся в лабораторных условиях в течение 1, 2 и 3 лет. В наших опытах бескрылые плоды не прорастали даже после скарификации (шлифовкой семенной кожуры) или обработки кипящей водой в течение 1, 2, 3 и 5 сек. Из этого можно заключить, что длительный покой семян бескрылых плодов обусловлен не только толщиной кожуры, но и какими-то другими факторами (ингибиторы, состояние зародыша и др.).

Есть ли какая-либо закономерность в расположении различных плодов аксириса на растении?

С целью изучения этого вопроса были исследованы нормально развитые крупные целые растения, а также отдельные веточки-соцветия различных порядков. Для

исследований брались растения в конце сентября. В это время плоды вполне зрелые, но еще не осыпались. Методика исследований сводилась к следующему: анализировалась каждая веточка растения, отходящая от главного стебля, начиная с нижней и кончая верхушкой растения. Из каждого дихазия весьма осторожно препаровальной иглой высвобождались плоды и одновременно составлялась на бумаге схема их расположения на всех ветках. Таким образом нам удалось выявить картину распределения плодов как на отдельных веточках, так и на всем растении в целом. Для иллюстрации приведем три схемы таких веточек. Они типичны для всех (четырех) проанализированных нами растений, собранных в сентябре 1965 г. на залежи[1] (рис. 2). На схемах нетрудно заметить, что бескрылые плоды формируются, главным образом, у основания веточек любого порядка. Окрыленные же плоды развиваются, в основном, на концах и средних частях веточек. Чаще всего в ди-

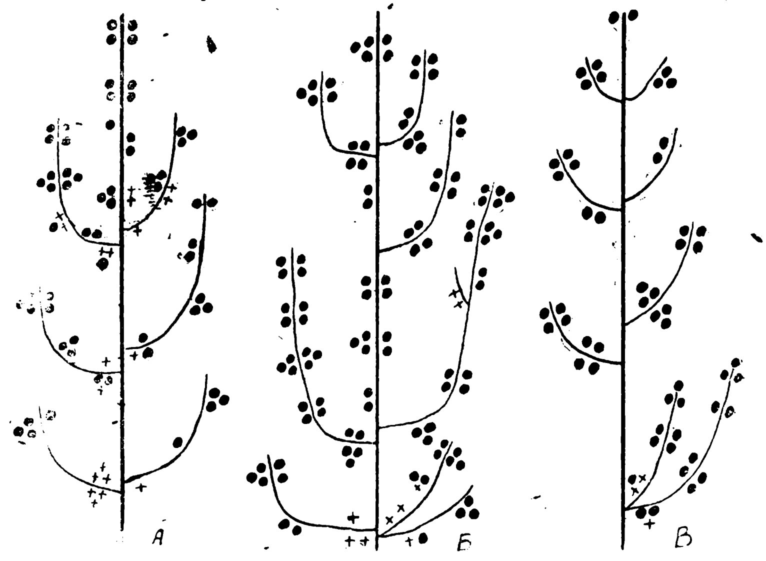


Рис. 2. Расположение окрыленных (●) и бескрылых (+) плодов аксириса на генеративных побегах: А — 2-я снизу ветвь соцветия, Б — 3-я ветвь соцветия (снизу), — В — верхушка соцветия.

[1] В силу большой трудоемкости нашей методики нет возможности анализировать большое количество экземпляров.

хазиях формируются однотипные плоды, но иногда наблюдаются случаи, когда у основания веточек, где, как правило, развиваются бескрылые плоды, вместе с ними в одном дихазии образуется и окрыленный плод (рис. 2). Можно заметить, что соотношение различных типов плодов на разных ветках неодинаково: чем ниже расположена веточка на главном цветоносе, тем выше % бескрылых плодов и соответственно ниже % окрыленных (табл. 1).

Таблица 1

Распределение гетероморфных плодов в соцветии аксириса щирицевидного

Порядковый номер ветки на главном цветоносе (снизу вверх)	Количество (%) плодов	
	окрыленных	бескрылых
1	68	32
2	75	25
3	92	8
4	93,5	6,5
5	93	7
6	94,5	5,5
7	95	5

По аналогии с другими видами маревых можно предположить, что разнотипные плоды формируются в различных цветках: окрыленные плоды из обоеполых цветков, а бескрылые — из пестичных цветков, которые собраны в пазухах листьев в олиственные пучки (Маевский, 1964).

На нормально развитых растениях аксириса всегда развивается значительно больше окрыленных плодов, чем бескрылых (табл. 2).

Таблица 2

Соотношение разнотипных плодов на одном растении аксириса (в %)

Тип плода	Количество плодов по данным				
	Любича Ф. П.	Холоденко Б. Г.		наши наблюдения	
		на длинном дне	на коротком дне	1964 г.	1965 г.
Окрыленные	85,5	40	80—81	83,5	87
Бескрылые	14,5	60	20—19	16,5	13

В таблице обращает на себя внимание резкое различие данных Холоденко для длинного и короткого дня. Соотношение 40 и 60% наблюдалось автором при выращивании аксириса в естественных условиях в Свердловской области.

По нашим наблюдениям, разнотипные плоды аксириса созревают неодновременно: бескрылые плоды формируются и созревают раньше окрыленных. В этой связи можно предположить, что на длинном дне развитие аксириса замедляется и окрыленные (более поздние) плоды не успевают вызреть.

Мы можем наметить предварительные выводы.

1. Каждый тип плода приурочен к определенному положению в соцветии. Легкопрорастающие окрыленные плоды формируются на верхушках веточек любого порядка, а плоды с длительным периодом покоя — у основания каждой веточки.

2. Процент окрыленных плодов возрастает от основания к верхушке всех веточек и главного цветоноса.

3. В общей массе плодов со всего растения процент окрыленных плодов значительно больше процента бескрылых (с длительным покоем). Первых около 80% и более.

ЛИТЕРАТУРА

Ильин М. М. 1930. Маревые (Флора Юго-Востока Европейской ч. СССР, в. IV).

Котт С. А. 1950. Бюлл. МОИП, сер. биол., Т. 55, вып. 6.

Любич Ф. П. 1950. Сб. материалов по флоре и растительности Юго-Востока. Саратов.

Любич Ф. П. 1951. Журнал «Агробиология», 5.

Маевский П. Ф. 1964. Флора Средней полосы Европейской части СССР.

Холоденко Б. Г. 1952. Агробиология, 3.

Ульяновский государственный
педагогический институт
имени И. Н. Ульянова

СЕМЕННОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ И ВОЗОБНОВЛЕНИЕ

Ю. А. ЗЛОБИН

СЕМЕННОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ ХВОЙНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД КАК БИОЦЕНОТИЧЕСКИЙ ПРОЦЕСС

Неудовлетворительная естественная возобновляемость вырубок хвойными породами в лесной зоне в ряде случаев может быть обусловлена: а) характером формирования семян, б) потерями семян в процессе диссеминации, в) судьбой семян в почве и г) особенностями прорастания семян в естественных условиях. Понимание реальной значимости каждого из этих процессов, выработка соответствующей методики, единообразие применяемых понятий и терминов являются насущными задачами в изучении семенного размножения хвойных.

В отношении установления единообразия терминологии полезные предложения были сделаны А. А. Корчагиным (1960) и Л. Ф. Правдиным (1963). Исходя из сущности естественной динамики формирования урожая семян, с нашей точки зрения необходимо различать следующие его категории.

Потенциальный урожай — количество семезачатков, заложенных на материнских растениях. Потенциальный урожай характеризует генеративную способность древостоя. Это понятие в отношении суммарного количества семезачатков впервые было использовано Т. П. Некрасовой (1960а).

Фактический урожай — количество созревших и вступающих в процесс диссеминации семян; он определяется к моменту завершения диссеминации. Количественная оценка фактического урожая необходима при

планировании работы по заготовке семян и оценке возможностей обсеменения гарей и лесосек.

Грунтовый урожай — количество жизнеспособных семян в почве, определяемое к началу их возможного прорастания. Грунтовый урожай является исходной базой для формирования подроста. Количественная оценка грунтового урожая должна определять способ облесения вырубок и обязательно предшествовать аэросеву семян, что на практике обычно не делается, вызывая большие затраты средств на неэффективный аэросев.

Каждая из названных категорий урожая требует для своего количественного измерения специфических методов. В настоящее время отдельные существующие методики применяются и интерпретируются без должной критической оценки (например, Ю. М. Барбакадзе, 1960; Ю. Н. Азниев, 1958а). Было бы полезно для оценки потенциального урожая использовать следующие методы: а) глазомерно-статистический, или расчетный (Т. П. Некрасова, 1955), б) глазомерный, или фенологический (В. Г. Каппер, 1930), в) по интенсивности цветения (М. И. Виликайнен, 1962), г) биологический, или метод модельных ветвей (Н. С. Нестеров, 1914; А. Ф. Лисенков, 1964), д) модельных деревьев (А. Н. Соболев, 1908; А. В. Фомичев, 1908), е) сплошного учета (В. Д. Огиевский, 1904), ж) по числу остатков шишек на земле (Н. В. Семченко, 1963), з) по числу генеративных почек, и) аэровизуальный (Г. Г. Самойлович, 1950, 1959), к) по числу следов от шишек на побегах прошлых лет (В. И. Некрасов, 1963). Основным методом для оценки величины фактического урожая является метод семеномеров (Л. Замараев, 1906). Отдельные вышеуказанные методы могут также использоваться для оценки фактического урожая при условии работы в период созревания семян и с обязательным извлечением семян из шишек, так как еще Н. П. Кобранов (1911:1388) писал: «количество шишек на дереве не может еще указывать на хорошие свойства семян в них». Грунтовый урожай может быть оценен только методом учетных площадок с извлечением семян из грунта и последующей оценкой их качества. Потери грунтового урожая могут определяться в условиях экспериментальных

посевов по снижению грунтовой всхожести семян сравнительно со всхожестью, определенной в лаборатории.

Величина потенциального, фактического и грунтового урожаев определяется комплексом внутренних и внешних факторов, которые действуют как на отдельные особи, так и на насаждение в целом. В табл. 1 приведены основные факторы и их значимость для определения размера соответствующей категории урожая.

Потенциальный урожай

1. Световые условия определяют количество закладываемых генеративных органов и обусловливают их размещение по частям кроны (Н. А. Юрре, 1939; В. Д. Лапин, 1965). Низкие температуры вегетационного периода могут полностью исключить цветение хвойных, а весенние заморозки второго года иногда значительно уменьшают потенциальный урожай (Г. М. Козубов, 1964; С. П. Усков, 1962). Для высокого потенциального урожая хвойных необходим определенный оптимум осадков, неодинаковый в различных зонах. В северных частях ареала хвойных излишние осадки, особенно в период цветения и оплодотворения, вредны. В южных районах они благоприятны (Т. П. Некрасова, 1957а, 1957б; И. П. Карпухин, 1964). В этой связи, по данным Д. Н. Данилова (1950, 1952), в континентальных областях Сибири конечный урожай семян хвойных обычно оказывается выше, чем в Европейской части СССР. Благодаря длительности формирования генеративных органов хвойных, их зависимость от метеорологических условий оказывается много большей, чем у лиственных пород.

2. Роль почвенно-грунтовых условий в определении размеров потенциального урожая также велика. Их несоответствие требованиям древесной породы снижает общее количество генеративных почек (А. И. Стратонович и Е. П. Забровский, 1930), их качество (В. М. Ровский, 1951) и приводит к преобладанию мужских шишек (Д. Я. Гиргидов, 1964).

3. Почти в отношении всех видов хвойных показано существование в популяции особых биогрупп особей, отличающихся устойчивым высоким урожаем (А. П. Тольский, 1922; А. А. Хиров, 1964; Т. С. Crocker, 1964).

4. Достаточно точно установлена только связь диаметра дерева с его урожайностью. Показано также, что наилучшей репродуктивной способностью обладают деревья первых трех классов роста.

О зависимости семеношения от бонитета имеются различные мнения: одни наблюдатели связывают наилучшее семеношение с низкими классами бонитета, другие — с высокими. Вероятно, это обусловлено случаями прохождения насаждением в ходе его становления через несколько классов бонитета (В. Е. Ермаков, 1963). Требует дальнейших исследований и характер связи количества и качества семезачатков с возрастом древостоя.

5. В ряду биоценотических условий важным фактором, влияющим на потенциальный урожай, является полнота насаждения и сомкнутость крон. Оптимальны обычно средние полноты (И. Д. Юркевич, М. Н. Лубяко и Г. Г. Кругликов, 1940; А. М. Кожевников, 1963).

Размер потенциального урожая снижают вредители и болезни, поражающие хвою и древесину или питающиеся формирующимися семезачатками. Численность этих вредителей обусловлена видовой принадлежностью дерева (А. И. Воронцов, 1963), его классом роста и развития (В. М. Ровский, 1939), типом леса (В. И. Гусев и др., 1961). Позвоночные, питающиеся хвоей и корой (лось, белка, щур, глухарь, тетерев и др), обычно не приносят особенно значительного ущерба. Но массовое размножение отдельных беспозвоночных (например, сибирского шелкопряда) подчас полностью исключает образование генеративных почек. Весьма значительным является вред от группы фауны, которая питается молодыми шишками и формирующимися семезачатками. У ели эти вредители могут снижать урожай от 17% (С. П. Усков, 1962) и до 50—97% (Т. А. Мелехова, 1954), у пихты — до 64% (Т. П. Некрасова и Н. Г. Сакевич, 1959), у кедровой сосны — до 15—23% (Д. Н. Флоров, 1951). На основании литературных данных ущерб потенциальному урожаю, приносимый вредителями и болезнями, можно в среднем оценить в 50—100%.

Суммарным выражением отдельных факторов, воздействующих на потенциальный урожай, является тип леса. Г. Ф. Морозов (1914) одним из первых указал

Таблица 1

Основные факторы, определяющие величину урожая хвойных древесных пород

Потенциальный урожай	Фактический урожай	Грунтовый урожай
1. Метеорологические условия 2. Почвенно-грунтовые условия 3. Наследственные свойства древесной породы 4. Биологическое состояние древесной породы: а) бонитет, б) класс возраста, в) класс роста и развития 5. Биоценотические условия а) полнота насаждения и сомкнутость крон, б) вредители и болезни в) тип леса	1. Метеорологические условия, влияющие на диссеминацию 2. Фауна 3. Антропологические воздействия	1. Наследственные качества семян 2. Физические и химические свойства подстилки и грунта а) мощность подстилки б) pH подстилки в) зольность г) влажность 3. Температура почвы 4. Аллелопатические факторы 5. Почвенная фауна и флора 6. Антропологические воздействия

на изменение семеношения в различной фитоценотической обстановке. В настоящее время начинает накапливаться материал, показывающий изменение количества генеративных почек и качества семян по типам леса (А. И. Ильин, 1953; И. Д. Юркевич и др., 1940; Т. П. Некрасова, 1960; И. Д. Юркевич и М. Н. Лубяко, 1955; А. И. Ирошников, 1963 а, 1963 б и др.). Ю. Н. Азниев (1963 б) экспериментально показал, что даже такое сравнительно небольшое изменение фитоценотической обстановки, как подсев многолетнего люпина, в 13—17 раз увеличивает семеношение. Однако закономерности и причины движения размеров потенциального урожая по экологическим рядам типов леса еще остаются неизвестными.

Фактический урожай

1. Большинство хвойных древесных пород является анемохорами (Р. Е. Левина, 1957), обладая придатками на семенах, способствующих планирующему полету (P. Müller, 1955). На ход диссеминации влияют главным образом температура, влажность воздуха и ветер, которые в совместном действии снижают влажность шишки до необходимого предела. При сырой холодной погоде диссеминация задерживается. Это, правда, не отражается на количестве жизнеспособных семян, но при значительной задержке диссеминации семена, попадая в почву, уже не могут найти здесь благоприятных условий для быстрого прорастания.

2. Основные потери фактического урожая хвойных происходят за счет деятельности животных, которые питаются зрелыми семенами, находящимися в шишках, или уже опавшими. Семенами хвойных питаются белки и многие виды птиц: семена кедровой сосны используют 23 вида птиц, ели — 12 видов и т. п. (Г. А. Новиков, 1952). По данным различных авторов, для отдельных районов Советского Союза количество уничтоженных таким образом семян колеблется от 17 до 90% от общего количества созревших семян. В последние десятилетия этот ущерб имеет тенденцию к снижению из-за уменьшения численности ряда видов птиц и белки. В сосняках Марийской АССР, например, по данным П. Г. Ефремова (1964), численность большого пестрого дятла

в настоящее время составляет всего 2,5 особи на 10 га.

Ряд беспозвоночных-вредителей чешуй шишек, не повреждая семян, не дают шишке раскрыться и делают диссеминацию невозможной (Л. И. Грибанов, 1938). Ущерб, приносимый этой группой, в большинстве случаев преуменьшается, так как поврежденные шишки по внешнему виду почти не отличаются от здоровых.

3. Антропогенные воздействия касаются главным образом кедровой сосны, значительная часть фактического урожая которой отчуждается сборщиками. Сбор семян других хвойных пород осуществляется обычно на специальных семенных участках.

Грунтовый урожай

1. Наследственные качества семян, как было показано в отдельных случаях, определяют длительность сохранения ими жизнеспособности в почве. По данным Э. Пихельгаса (1963), у сосны обыкновенной белые семена имеют пониженную грунтовую всхожесть по сравнению с темноокрашенными. У ели с гребенчатым типом ветвления А. А. Молчанов (1950) отметил более высокую грунтовую всхожесть семян.

2. Значительная мощность подстилки для большинства хвойных (за исключением ели) приводит к большим потерям жизнеспособных семян. Для оптимального хода прорастания семян мощность подстилки не должна превышать 2 см (Ю. Х. Новоженин, 1960).

Бесспорная корреляция уже давно установлена между сохранением жизнеспособности, прорастанием семян в грунте и pH верхних горизонтов почвы. Для сосны, например, оптимум прорастания лежит при pH, равном 6—8, для ели — при pH, равном 4,5—6,5 (А. Н. Балашев, 1928; J. Small, 1946; Е. П. Забровский, 1962 и др.).

Возникающая после лесных пожаров и выжиганий порубочных остатков излишняя зольность подстилки неблагоприятна для семян ели и ряда других хвойных. По Е. Сысоеву (1959) жизнеспособность семян ели сохраняется только при количестве золы не более 1,5—2 кг на 1 кв. м. Более устойчивы к зольности грунта только семена лиственницы и отчасти сосны (С. В. Алексеев и А. А. Молчанов, 1938).

Но, пожалуй, наибольшие потери в грунтовом урожае семян связаны с неблагоприятной влажностью почвы. В южных частях ареала хвойных нехватка влаги для набухания семян — наиболее частая причина плохого возобновления даже в урожайные годы (И. Е. Березюк, 1955; Л. Н. Грибанов, 1960).

3. Отклонение температуры грунта от оптимума приводит к большим потерям жизнеспособных семян, особенно если они начали прорастать. Чаще всего наблюдается гибель прорастающих семян от действия весенних заморозков. В наших экспериментах (Ю. А. Злобин и Н. П. Грошева, 1966) по воздействию искусственных заморозков на прорастающие семена ели было обнаружено, что одно- и двукратные шестичасовые заморозки до —2°, —4° замедляют набухание семян и снижают темпы активации ряда ферментов. При этом однократный заморозок, действующий на 5—9 сутки прорастания, и двукратный, действующий на 2—3 сутки прорастания, снижают всхожесть семян до 77—78% от контроля. Уже проросшие семена под действием заморозков гибнут на 90—95% из-за обмерзания и последующего загнивания корешка.

4. Биологически активные вещества — колины, продуцируемые компонентами живого напочвенного покрова, кустарниками и деревьями, оказывают некоторое воздействие на семена хвойных в грунте (Л. К. Поздняков, 1962; А. Ф. Лисенков, 1963; А. В. Письмеров и Л. А. Усманов, 1965 и др.). Однако многие авторы не различают при постановке эксперимента влияние колина на процесс прорастания семени от его влияния на первые фазы роста всхода. По нашим наблюдениям (Ю. А. Злобин, 1962), колины с листьев и корней вереска обыкновенного и вейника наземного практически не оказывают влияния на процесс прорастания семян сосны, но тормозят вытягивание гипокотиля и развитие корневой системы всходов. Роль колинов в сохранении в грунте жизнеспособных семян еще требует дальнейших исследований.

5. Различные группы позвоночных и беспозвоночных животных выступают в качестве важных агентов, уменьшающих запас жизнеспособных семян в почве. По подсчетам А. Н. Формозова (1964), семена хвойных с земли собирает 31 вид позвоночных. Ряд видов мышевидных

грызунов имеют семена хвойных в качестве основной пищи. При плотности 80 особей на 1 га леса они могут полностью уничтожать семена хвойных, попавшие в почву даже в урожайный год (П. А. Положенцев, 1939). Фактически численность мышевидных, особенно в травяных типах леса, оказывается во многих случаях выше этой нормы. П. Или-Ваккури (P. Yli-Vakkuri, 1961) приводит список беспозвоночных, которые в его опытах выступали в качестве расхитителей и едоков семян хвойных, высеянных в грунт. Вероятно, деятельность животных в сочетании с микрофлорой почвы в неурожайные годы может полностью уничтожить грунтовый урожай семян хвойных, а в урожайные годы его значительную часть.

Размер потерь грунтового урожая семян хвойных, обусловленный совокупным действием всех указанных выше факторов, методом экспериментальных посевов и учетных площадок определяли Т. А. Мелехова, П. Н. Пастухова и А. А. Корелина (1954), П. Или-Ваккури (1963); В. Г. Карпов (1960); В. Бойер (W. D. Boyer, 1964) и др. Установлено, что семена хвойных, если они не прорастают вскоре после диссеминации, быстро теряют всхожесть в почве. К началу следующего вегетационного периода жизнеспособных семян в почве практически не остается. В литературе описаны только единичные случаи возобновления хвойных из запаса семян прошлых лет (Н. А. Юрре, 1954). «Взрывы возобновления» хвойных наблюдаются только в те годы, когда высокий фактический урожай сочетается с оптимальными для прорастания семян осадками и температурами первой половины вегетационного периода.

В лесном хозяйстве в случае нарушения естественного возобновления хвойных древесных пород искусственному лесовосстановлению должен предшествовать точный биоценотический анализ, имеющий целью выявить: а) на каком этапе формирования урожая происходят основные потери семян и б) какие факторы вызывают нарушения нормального хода генеративного возобновления. Только после такого анализа можно обоснованно наметить мероприятия по лесовосстановлению (аэросев, охрана семенников от вредителей, посадка леса и т. п.) и избежать непроизводительных экономических расходов.

ЛИТЕРАТУРА

Азниев Ю. Н. 1958. Сб. науч. тр. Бел. лесотехн. инст. Вып. 9.

Азниев Ю. Н. 1963. Лесной журн., № 3.

Алексеев С. В. и Молчанов А. А. 1938. Сплошные рубки на Севере. Вологда.

Балашев А. Н. 1928. Зап. лесн. оп. ст. Ленингр. с.-х. инст., № 3.

Барбакадзе Ю. М. 1960. Тр. инст. леса, АН Груз. ССР, № 9.

Березюк И. Е. 1955. Экологические условия естественного возобновления в сосновых борах лесостепной зоны Казахстана. Алма-Ата.

Виликайнен М. И. 1962. Сб. «Вопросы лесовед. и лесной энтомологии в Карелии», М.—Л.

Воронцов А. И. 1963. Биологические основы защиты леса. М.

Гиргидов Д. Я. 1964. Сб. научно-иссл. работ по лесн. хоз. Ленингр. инст. лесн. хоз., вып. 8.

Грибанов Л. И. 1938. Лесное хоз., № 3 (9).

Грибанов Л. И. 1960. Степные боры Алтайского края и Казахстана. М.—Л.

Гусев В. И., Римский-Корсаков М. Н., Яцентковский А. В., Шиперович В. Я. 1961. Лесная энтомология. М.—Л.

Данилов Д. Н. 1950. Пробл. физ. геогр., т. 15.

Данилов Д. Н. 1952. Периодичность плодоношения и географического размещения урожаев семян хвойных пород. М.—Л.

Ермаков В. Е. 1963. Лесн. журн., № 2.

Ефремов П. Г. 1964. Сб. «Природные ресурсы Волж.-Камского кр.». М.

Забровский Е. П. 1962. Плоды и семена древесных и кустарниковых пород. М.

Замараев Л. 1906. Лесной журн., вып. 6.

Злобин Ю. А. 1962. Тезисы докл. научн. конф. по вопросам эксперим. геоботаники. Казань.

Злобин Ю. А. и Грошева Н. П. 1966. Тезисы докл. на научн. конф. преподав. по итогам н.-иссл. работы за 1965 г. Йошкар-Ола.

Ильин А. И. 1953. Научные зап. Воронеж. лесохоз. инст., т. 12.

Ирошников А. И. 1963 а. Сб. «Материалы по изуч. лесов Сибири и Дальнего Востока», Красноярск.

Ирошников А. И. 1963 б. Тр. инст. леса и древесины Сибир. отд., АН СССР, т. 62.

Карпов В. Г. 1960. Бюлл. МОИП. Отд. биол., т. 3.

Карпухин И. П. 1964. Сб. «География плодонош. лесных др. пород». М.

Кобранов Н. П. 1911. Лесной журн., вып. 9—10.

Кожевников А. М. 1963. Тр. инст. леса и древ., СО АН СССР, т. 62.

Козубов Г. М. 1964. Сб. «Геогр. плодонош. лесных др. пород», М.

Корчагин А. А. 1960. Сб. «Полевая геоботаника», т. 2.

Лапин В. Д. 1965. Бот. журн., № 2.

Левина Р. Е. 1957. Способы распространения плодов и семян. М.

Лисенков А. Ф. 1963. Сб. «Темнохвойные леса» (тр. Сибир. технол. инст., вып. 35).

Лисенков А. Ф. 1964. Тр. Сибирск. технол. инст. сб. 39.

Мелехова Т. А. 1954. Сб. «Конц. рубки в лесах Севера». М.

Мелехова Т. А. Пастухова П. Н. и Корелина А. А. 1954. Сб. «Концентрирован, рубки в лесах Севера». М.

Молчанов А. А. 1950. Бюлл. МОИП. Отд. биол., т. 55, вып. 4.

Морозов Г. Ф. 1914. Биология наших лесных древесных пород. СПб.

Некрасов В. И. 1963. Тр. инст. леса и древ. СО АН СССР, т. 62.

Некрасова Т. П. 1955. Тр. по лесн. хоз. Зап.-Сиб. филиала АН СССР и Зап.-Сиб. отд. ВНИТОЛес, вып. 2.

Некрасова Т. П. 1957а. Тр. по лесному хоз. Зап.-Сиб. филиала АН СССР, вып. 3.

Некрасова Т. П. 1957б. Тр. по лесному хоз. Зап.-Сиб. филиала АН СССР, вып. 3.

Некрасова Т. П. 1960а. Тр. по лесному хоз. Сибири Биологич. ин-та СО АН СССР, вып. 5.

Некрасова Т. П. 1960б. Плодоношение сосны в Западной Сибири. Новосибирск.

Некрасова Т. П. и Н. Г. Сакевич. 1959. Изв. СО АН СССР, № 1.

Нестеров В. Г. 1914. Лесопромышл. вестн., № 26.

Новиков Г. А. 1952. Тр. зоолог. ин-та АН СССР, т. 9, вып. 4.

Новоженин Ю. Х. 1960. Сб. работ Поволж. агролесомел. ст. 4.

Отиевский В. Д. 1904. Лесной журн., вып. 2.

Письмеров А. В. и Л. А. Усманов 1965. Сб. «Физиол. и экология древ. раст.», вып. 43. Свердловск.

Пихельгас Э. 1963. Сб. научн. тр. Эстонской с.-х. акад. вып. 29.

Поздняков Л. К. 1962. Сб. «Проблемы бот.», т. 6.

Положенцев П. А. 1939. Тр. Башкир. с.-х. инст., вып. 2.

Правдин Л. Ф. 1963. Тр. инст. леса и древ. СО АН СССР, т. 62.

Ровский В. М. 1939. Тр. Всесоюзн. н.-иссл. инст. лесного хоз. вып. 5. Пушкино.

Ровский В. М. 1951. Тр. инст. леса АН СССР, т. 8.

Самойлович Г. Г. 1950. Лес и степь, № 6.

Самойлович Г. Г. 1959. Организация и техника аэровизуальных фенологических наблюдений и учета плодоношения насаждений. М.

Семченко И. В. 1963. Тр. инст. леса и древ. СО АН СССР. т. 62.

Соболев А. Н. 1908. Изв. лесного инст. Прилож. к т. 18. СПб.

Стратонович А. И. и Е. П. Забровский 1930. Зап. лесной опыт. станции, вып. 7, часть 2. Л.

Сысоев Е. 1959. Лесовосстановление концентрированных вырубок путем аэросева в условиях Кировской обл. Киров.

Тольский А. П. 1922. Плодоношение сосновых насаждений. М.

Усков С. П. 1962. Тр. инст. леса и древ. СО АН СССР, т. 53.

Флоров Д. Н. 1951. Насекомые — вредители шишек и семян хвойных пород. М.

Фомичев А. В. 1908. Изв. лесного инст. Прилож. к т. 18. СПб.

Формозов А. Н. 1964. Сб. «Геогр. плодонош. лесных др. пород». М.

Хиров А. А. 1964. Сб. «Геогр. плодонош. лесных др. пород». М.

Юркевич И. Д. и М. Н. Лубяко. 1955. Сб. н.-иссл. работ по лесн. хоз. ин-та леса АН БССР, вып. 6.

Юркевич И. Д., М. Н. Лубяко и Г. Г. Кругликов. 1940. Сб. работ по лесн. хоз. Белорус. н.-иссл. ин-та лесного хоз., вып. 1.

Юрре Н. А. 1939. Лесное хоз., № 6.

Юрре Н. А. 1954. Лесное хоз., № 5.

Boyer W. D. 1964. J. of Fonestry, 62. 7.

Crocker T. C. 1964. J. of Forestry, 62, 11.
Müller P. 1955. Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen. Bern.
Small J. 1946. pH and Plants. London.
Yli-Vakkuri P. 1963. Acta forest. Fennica, 75.

Марийский педагогический
институт
Йошкар-Ола

Б. И. ФЕДОРАКО

СЕМЕННОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ ДИКОРАСТУЩИХ И ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ

Вопросам методики изучения биологии семенного размножения и диссеминации древесных пород в последние годы был посвящен ряд исследований (Левина, 1956; 1960; Долгошов, 1964, 1964а; Мамаев 1964 и др.). Некоторые данные по семенному размножению древесных пород в Башкирии приводятся А. С. Сахаровой (1961), А. Е. Рябчинским (1959) и др. Однако по Башкирской АССР отсутствуют специальные работы по этому вопросу и Башкирия является одной из областей наименее изученных в этом отношении.

В период с 1938 по 1965 гг. нами изучались вопросы семенного размножения дикорастущих и интродуцированных древесных пород на территории Башкирской АССР как в культуре, так и в естественных биоценозах, в зависимости от экологических условий и фитоценотических факторов. В связи с этим проводились исследования по интенсивности и ритмике плодоношения и способам диссеминации 28 видов дикорастущих и 19 видов интродуцированных древесных и кустарниковых растений.

К числу дикорастущих древесных пород с высокой интенсивностью плодоношения (средний балл 3,6—4,3) относятся осокорь, осина, вяз и ильм, а из кустарников — крушина ломкая и жимолость татарская. Лиственница Сукачева, дуб летний и ель сибирская (породы, находящиеся на периферии ареала естественного распространения) и сосна обыкновенная, имеют более

низкую семенную продуктивность. Это же можно сказать о черемухе (заморозки), а также бересклете бородавчатом, бруснике и чернике (граница ареала).

Осокорь, осина, ива бредина, ильмовые, береза бородавчатая плодоносят почти ежегодно. Из кустарников сюда могут быть отнесены шиповник коричный и бузина красная. К числу видов с резко выраженной периодичностью плодоношения относятся дуб, сосна, а также лещина, черемуха и рябина. Из испытывавшихся интродуцированных пород наиболее обильным плодоношением характеризуются тополь бальзамический, клен ясенелистный, боярышник сибирский и облепиха. Тополь бальзамический и клены плодоносят почти ежегодно. Периодичность плодоношения наиболее резко выражена у боярышника сибирского и вишни. Семенное размножение интродуцированных древесных и кустарниковых растений в зависимости от экологических условий изучалось на стационаре (Шингак-Куль, засушливая лесостепь Предуралья, карбонатные черноземы), где была заложена серия многолетних опытов, заключительные учеты по которым проведены в 1965 году.

Из испытанных здесь пород полностью натурализовались и легко распространяются самосевом за пределы обрабатываемого участка клен ясенелистный, акация желтая, ирга, барбарис и в меньшей степени боярышник. Дает самосев и яблоня сибирская. Найдены единичные экземпляры самосева можжевельника (Juniperus communis L.).

Внедрение интродуцированных пород в состав природных биоценозов наиболее заметно по клену ясенелистному и отдельным видам рода Malus. Отмечена ясно выраженная приуроченность расселяющегося клена ясенелистного к водотокам и приречным пойменным местоположениям, что связано как с хорошей увлажненностью, так и со способами разноса семян талыми водами.

Некоторые аборигенные породы, несмотря на хороший рост и достаточно обильное образование семян, самосева на участке не дают, в силу ряда причин экологического порядка. Сюда относятся липа, береза бородавчатая, ильмовые, ивы и тополя, а из кустарников — смородина черная и бересклет бородавчатый. В естественных насаждениях на окружающих водоразделах и

иных экологических условиях береза, ильмовые и бересклет местами дают хороший самосев, равно как ивы и тополя в пойме р. Демы.

Нельзя не отметить биоценотической роли дроздов-рябинников в эндозоохорном распространении ягодных кустарников по территории дендроучастка. Поселившаяся здесь колония дроздов сразу же стала центром очага расселения ирги, яблони сибирской, рябины, бузины, барбариса, крушины ломкой, жестера слабительного, жимолости и др. Кустарники, появившиеся из семян, рассеянных дроздами, к 1963 г. уже плодоносили. Ирга, барбарис, яблоня сибирская, крушина и жестер являются типичными орнитохорами. В 1965 г. нами были проведены учеты семенного возобновления на Шингак-Кульском дендроучастке. Семенное возобновление изучалось под пологом березы бородавчатой, вяза, ясеня зеленого, клена ясенелистного, а также на освещенной прогалине.

Общее количество самосева интродуцированных пород достигает весьма внушительных цифр и колеблется в пределах от 316 тыс. на га под пологом березы бородавчатой до 1,143 тыс. на га на освещенной прогалине. Подрост в условиях Шингак-Куля формируется обычно из 8—11 пород довольно равномерно распределенных на площади. В числе обязательных компонентов, помимо клена ясенелистного, следует упомянуть иргу круглолистную, яблоню ягодную, рябину обыкновенную, черемуху и барбарис. Общее количество самосева клена ясенелистного колеблется в пределах от 170 тыс. на га под пологом березы бородавчатой до 1.005 тыс. на га на освещенной прогалине. Под материнским пологом насчитывается в среднем до 698 тыс. сеянцев на га.

Абсолютное преобладание в составе самосева экземпляров в пределах от 1 до 4 лет, свидетельствует о ежегодной массовой гибели самосева, которая наблюдается после достижения указанного возраста. Судя по максимальному возрасту и сравнительной высоте подроста, наиболее благоприятные условия для выживания самосева складывались под материнским пологом вяза и на освещенной прогалине (наличие экземпляров 10—18-летнего возраста). Наименее благоприятные условия под пологом березы, где экземпляры старше 5 лет не наблюдались. Несмотря на обилие семенного возобновления

клена ясенелистного под материнским пологом, а также под пологом ясеня зеленого, вяза и березы нет основания полагать, что этот самосев войдет в основной полог. В тех же случаях, когда налет семян клена ясенелистного происходит на участки кустарников, особенно шиповника, барбариса, а также жимолости татарской и смородины черной, он находит более благоприятные условия для роста и быстро образует над ними основной древесный полог и в конечном счете окончательно заглушает кустарники. При этом клен ясенелистный, выросший в густом состоянии и с подгоном из кустарника, имеет более правильную форму ствола.

Существенное место в семенном возобновлении занимает ирга круглолистная (Amelanchier rotundifolia Dum.—Cours), самосев которой распределяется довольно равномерно во всей площади дендроучастка (орнитохория). Доля участия ирги в естественном возобновлении колеблется в пределах от 2,9 до 16,7%, что составляет от 20 до 60 тыс. штук на га. Возраст подроста колеблется в пределах от 1 года до 13 лет, составляя в среднем 5 лет. Наиболее благоприятные условия для ирги складываются на освещенной прогалине (высота до 2-х метров), под пологом клена ясенелистного (высота свыше 1,5 метра) и вяза (высота 115 см). Здесь выше и общая численность подроста, и средний возраст, и протяженность прироста 1965 года. Имеющиеся кусты ирги обильно цветут (особенно на прогалинах и на опушках) и частично плодоносят. Под пологом березы бородавчатой и ясеня зеленого все показатели соответственно ниже и цветение не отмечено.

Третье место среди интродуцированных пород по интенсивности семенного расселения занимает яблоня ягодная (Malus baccata Borkh). Количество подроста яблони ягодной колеблется в пределах от 2,5 до 12 тыс. экз. на га, достигая в отдельных случаях до 40—50 тыс. на га. Возраст самосева колеблется в пределах от 1 до 7 лет, высота от 8 до 122 см, прирост текущего года от 3 до 13 см. Подрост сибирской ягодной яблони на Шингак-Кульском дендроучастке вполне жизнеспособен.

Успешное распространение барбариса путем самосева не желательно, однако под пологом березы и клена ясенелистного встречается от 2 до 5 тыс. штук сеянцев, а в отдельных случаях до 30 тыс. экз. (под пологом

ясеня зеленого). Высота самосева в возрасте от 3 до 8 лет от 40 см до 3 метров. Самосев барбариса под пологом березы слабо развит. Трехлетние сеянцы имеют среднюю высоту всего 6 см.

Под пологом вяза, клена ясенелистного и ясеня зеленого обнаружено от 2,5 до 10 тыс. штук жизнеспособного самосева черемухи, имеющей в 3—5-летнем возрасте высоту 13—18 см. На прогалинах экземпляры того же возраста имеют высоту до 38 см.

Помимо стационарных исследований в Шингак-Куле, работы по изучению ритмики плодоношения и особенностей семенного возобновления в зависимости от фитоценотических факторов, проводились в 1961—1965 годах экспедиционным методом. При этом маршрутами было охвачено как западное Предуралье, так и высокогорные районы Южного Урала. Здесь основное внимание было уделено изучению явлений синзоохории и эндозоохории, имеющим определенное значение и для многих интродуцированных кустарников. В качестве иллюстрации синзоохорного расселения дуба могут быть приведены данные пробы, заложенной в липняке снытевом (Иглинский лесхоз, Иглинское л-во, кв. 4, проба 60). Древостой представлен чистым по составу 80-летним липовым насаждением с единичной примесью вяза и осины. Почва темно-серая лесная легко суглинистая, сильно гумусированная. По климатическим и почвенно-грунтовым условиям мы здесь имеем дело с типично дубравным экотопом. Несмотря на полное отсутствие обсеменителей дуба, как в настоящее время, так и в недалеком прошлом (отсутствие пней), в составе подроста, наряду с осиной и липой, отмечено наличие здорового семенного возобновления дуба в возрасте от 1 до 5 лет явно синзоохорного происхождения (сойки, частично мышевидные грызуны).

Зоохорный путь расселения лещины в зоне западных предгорий Южного Урала отмечен как на лишенных почвы открытых каменистых россыпях, так и по редкостойным мшистым скальным ельникам. Жизнеспособное семенное возобновление лещины с групповым размещением по 3—5 экз. вместе, отмечалось на расстоянии до 2-х километров от ближайших обсеменителей. В этом случае основными переносчиками семян были белки.

Накопленные материалы по ритмике плодоношения и возобновлению древесных и кустарниковых пород в условиях Башкирской АССР позволили построить предварительную классификацию древесных и кустарниковых пород по естественному семенному размножению:

I. Породы, размножающиеся только семенным путем, вегетативное размножение практически исключено. Сюда относятся хвойные породы (за исключением Abies sibirica Ldb).

II. Породы, успешно размножающиеся самосевом, семенное возобновление доминирует. Сюда относятся береза, ива, тополя (кроме осины).

III. Породы, в равной степени успешно размножающиеся как семенным путем, так и вегетативным. В зависимости от экологических условий и хозяйственного воздействия человека превалирует то один способ, то другой (осина, дуб, некоторые ивы).

IV. Породы, обильно цветущие и плодоносящие, образующие хороший подрост, но, как правило, не образующие в последующем древостоев семенного происхождения. Типичным примером является клен остролистный.

V. Породы, обильно цветущие, плодоносящие, почти ежегодно обеспечивающие появление обильных всходов, но не дающие семенного возобновления старше одного года (липа).

VI. Породы, у которых в силу экологических условий среды превалирует вегетативное размножение (степная вишня).

Выявление причин, обусловливающих качественно неполноценное или количественно недостаточное семенное размножение ряда древесных пород IV, V и VI группы, имеет как теоретическое, так и практическое производственное значение и требует дополнительных исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Долгошов В. И. 1964. Сб. География плодоношения лесных древесных пород, кустарников и ягодников, М.

Долгошов В. И. 1964а. Сб. География плодоношения лесных древесных пород, кустарников и ягодников, М.

Левина Р. Е. 1956. Бот. журнал, XLI, 11.

Левина Р. Е. 1960. Полевая геоботаника, II, изд. АН СССР.

Мамаев С. А. 1964. Сб. География плодоношения лесных древесных пород, кустарников и ягодников, М.

Молчанов А. А. 1964. Сб. География плодоношения лесных древесных пород, кустарников и ягодников, М.

Рябчинский А. Е. Рябчинская В. В., 1959. Сб. трудов по лесному хозяйству, вып. IV, БЛОС, г. Уфа.

Сахарова А. С. 1961. Сб. Дикорастущие и интродуцируемые полезные растения в Башкирии, вып. 1, БФАН СССР, г. Уфа.

Башкирский государственный университет,
Уфа

Е. В. КУЧЕРОВ, Б. И. ФЕДОРАКО

СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ КУЛЬТУР КЕДРА СИБИРСКОГО (Pinus sibirica) НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

Представляют интерес данные о плодоношении кедра в культурах на Южном Урале. Культуры эти заложены в ряде пунктов, расположенных на значительном удалении от ареала его естественного распространения. Наибольший интерес представляют участки культуры кедра, заложенные в 1906 году в центральной части Южного Урала (верхнее течение р. Белой) вблизи г. Белорецка. Площадь этих культур около 2 га.

Климат указанного района может быть охарактеризован, как прохладный, достаточно влажный. Средняя годовая температура 0,7°; сумма годовых осадков 423 мм. В естественных насаждениях этой зоны, хвойные породы, по преимуществу сосна и частично пихта и ель, занимают около 30% лесопокрытой площади. Из лиственных пород первое место по площади занимает береза. В этих условиях, на темно-серых лесных суглинках, развившихся на наносных почвах типа лугово-аллювиальных, были созданы культуры кедра в смеси с сосной. По опросным сведениям, более старые участки культуры кедра заложены путем посева в плужные борозды на почве, вышедшей из-под сельскохозяйственного пользования.

Средняя высота сомкнутых культур кедра в 43-летнем возрасте колебалась в пределах от 10,2 до 11,7 метра, при диаметре от 11,4 до 13,3 см. В зависимости от доли участия кедра, запас кедровой древесины на отдельных участках колебался в пределах от 34,5 до 163,5 куб. метра на гектар. На лучших участках сред-

ний прирост составил около 4 куб. метров в год. Таким образом, кедр на темно-серых суглинках Южного Урала имеет хороший рост по высоте и диаметру и обеспечивает достаточные запасы древесины на гектаре.

При обследовании, проведенном в 1963 году, установлено, что насаждение может быть отнесено к III бонитету. Общее состояние культур кедра вполне удовлетворительно. К 57 годам на лучших участках кедр достигал высоты 17 м, обеспечивая запас до 200 м^3 на га (рис. 1). В связи с высокой сохранностью введенных в культуру экземпляров, дифференциация деревьев сильно выражена, много отставших в росте, тонкомерных стволов. В связи с достаточной полнотой и хорошим отенением почвы преобладает мертвый покров мощностью до 3 см. Пятнами крапива, будра плющевидная, земляника, манжетка. Кроме того, встречаются: подмаренник северный, кровохлебка аптечная, герань лесная, костяника каменистая, одноцветка крупноцветковая, лапчатка прямая, вероника колосистая, нивяник обыкновенный, подорожник средний, клевер люпиновый, вероника дубравная и фиалка опушенная.

По литературным данным, кедр в естественных насаждениях начинает плодоносить с 50—60 лет и на открытых местах с 20—25 лет. В посадках, заложенных в 1906 году в Белорецком лесхозе, кедр начал плодоносить довольно рано. Точных записей о плодоношении не сохранилось, но уже в 1938 г. была создана новая культура кедра сеянцами, выращенными из семян собственного сбора. Следовательно, еще в 1934—1935 гг., т. е. примерно в 28-летнем возрасте кедр в сомкнутых древостоях посадки 1906 г. уже плодоносил. Очевидно, это было не первое плодоношение. По опросным сведениям культуры кедра в Белорецком лесхозе начали плодоносить с 17—25 лет. Обильное плодоношение отмечалось в 1937, 1950, 1956 гг. Во время нашего посещения участка в 1963 году плодоношение могло быть оценено 1—2 баллами.

Для анализа семенной продуктивности кедра, 11.VII.1963 г. в насаждении было взято среднее модельное дерево диаметром 21,4 см, высотой 15 метров. Поперечники кроны с.-ю. — 3,75 метра, в.-з. — 3,50 метра. Объем ствола в коре 0,365 м^3, без коры—0,344 м^3. На модельном дереве кедра с площадью проекции кроны

13,12 кв. метра было собрано 50 шишек с семенами молочной спелости и 31 шишка «озими» цветения весны 1963 года. Анализ шишек показал, что на данном дереве в 1963 году образовалось 1650 семян, в том числе 1460 полных. На один квадратный метр проекции кроны приходится 111,4 полных семян. На участке обнаружено много шишек, погрызенных белками. Проверка оставшихся в шишках целых семян показала, что они пустые.

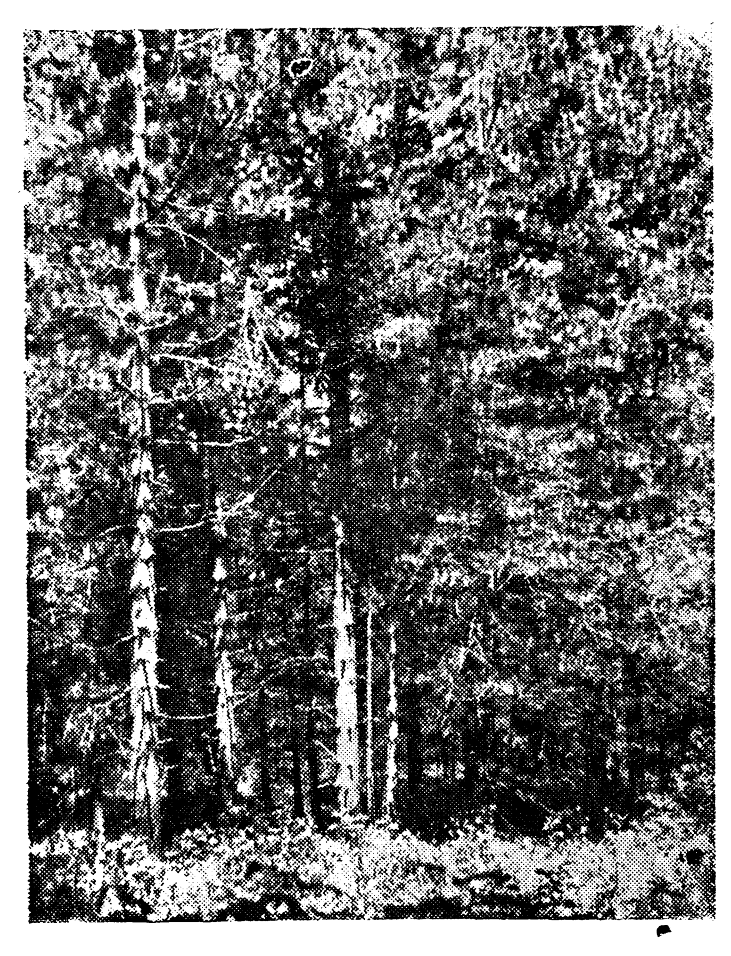


Рис. 1. Культуры кедра в возрасте 57 лет. (Белорецкий лесхоз, Белорецкое л-во, кв. 331)

Белки настолько аккуратно выедали семена из шишек, что не было обнаружено ни одной шишки, обработанной белками, с оставшимися в ней полными семенами (рис. 2).

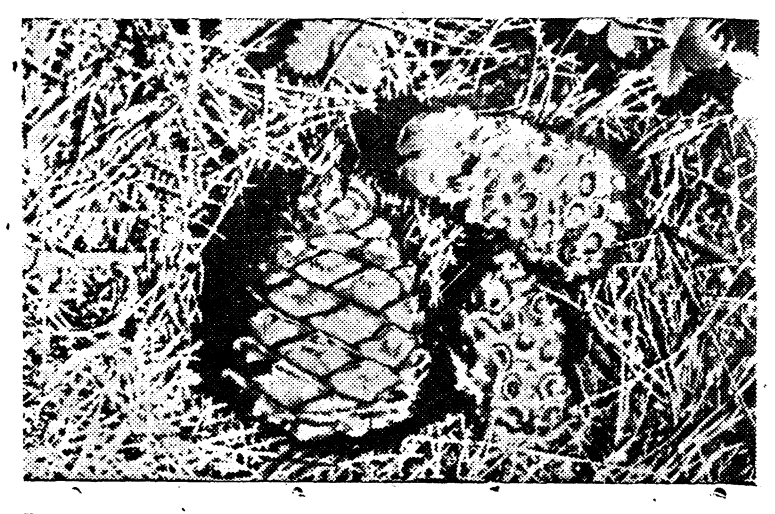


Рис. 2. Целая и поврежденные белкой шишки кедра сибирского.

Размеры проанализированных шишек кедра колебались по длине в пределах от 2,4 до 7,8 см, по ширине — от 3,1 до 5,6 см. Пропорционально размерам шишек изменялось и количество содержащихся в них семян (от 2 до 78). Обращает на себя внимание то обстоятельство, что белки выбирали в первую очередь более крупные шишки, в которых содержалось больше семян. Средние размеры шишек: длина 4,9 см, ширина 4,3 см, среднее количество семян в шишке 33, в том числе пустых 3,8. Как видим, количество пустых семян относительно не велико (11,4%). Основное количество семян сосредоточено в крупных шишках, длиною от 5,5 см и выше, каждая из которых давала в среднем 44 шт. семян.

Успешный рост и плодоношение культур кедра в Белорецком лесхозе не оставляет сомнения в полной лесоводственной возможности и хозяйственной целесообразности широкой культуры его в соответствующих местоположениях на Южном Урале, значительно западнее

и южнее ареала его естественного распространения. Опыт выращивания кедра в культурах показывает достаточную устойчивость его в климатических и почвенно-грунтовых условиях этой зоны.

Долговечность кедра, хорошее качество древесины, ценность семян, его несомненное биоценотическое почвозащитное значение убеждают в том, что разведению кедра сибирского должно быть уделено серьезное внимание. Особый интерес представляет использование местного семенного материала, собранного в плодоносящих уже участках лесных культур. В этой связи необходимо провести огораживание плодоносящих культур кедра, организовать их охрану и использовать в дальнейшем как семенные участки.

Башкирский государственный
университет,
Уфа

А. С. САХАРОВА

СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ЕЛИ КОЛЮЧЕЙ В УСЛОВИЯХ БАШКИРСКОЙ АССР

Ель колючая (Picea pungens Eng.), родиной из Северной Америки, считается исключительно декоративной породой, особенно ее формы с голубовато-зеленой и с голубовато-беловатой хвоей, обычно называемые у нас просто голубой и серебристой елью.

В Советском Союзе ель колючая встречается в культуре в очень незначительном количестве. И. П. Ковтуненко (1955), пишет, что ель колючая в культуре нормально плодоносит очень редко, так, например, в Кабардинской АССР через 10—15 лет, а в некоторых районах Советского Союза вообще никогда не завязывает хороших жизнеспособных семян.

В связи с этим, 65-летние культуры ели колючей на Белебеевской возвышенности в Давлекановском районе Башкирской АССР являются ценным объектом для изучения ее семенной продуктивности. На участке площадью 0,25 га сохранилось 52 экземпляра ели высотою 14—17 метров, диаметром 22—30 см (рис. 1).

Нами изучалась семенная продуктивность этих елей методом модельных деревьев, разработанным А. Н. Соболевым и А. В. Фомичевым (1908). Результаты исследований за 1958—1965 гг. приводятся в таблице 1. Из приведенных данных видно, что в условиях Башкирской АССР ель колючая плодоносит часто и обильно. Семенные годы повторяются через 1—2 года, так в течение 8 лет было 4 урожайных года (1958, 1959, 1961, 1964). В эти годы на участке в 0,25 га на плодоносящих деревьях бывает от 4 до 12 тысяч шишек с содержанием в них от 2 до 6 кг семян высокого качества. Отмечены высокая завязываемость семян (4,3 —6,7% от веса шишек), полнозернистость (абсолютный вес семян равен



Рис. 1. 65-летние голубые ели, произрастающие в Башкирской АССР



Рис. 2. Ветка ели колючей с шишками в урожайный 1964 г.

4,1—4,5 г) и высокая лабораторная всхожесть (в среднем 77—85%), достигающая у отдельных деревьев до 89—91%.

Особенно высокая урожайность ели колючей была в 1964 году, когда плодоносило 84% от числа всех деревьев.

Семенная продуктивность ели в 1964 г. была в 1,5 раза выше, чем в 1961 г. и в 2—3 раза по сравнению с 1958—1959 гг. На некоторых деревьях ветви были сплошь покрыты шишками, на одном погонном метре ветви насчитывалось до 70 шишек (рис. 2).

Кроме общей семенной продуктивности, нами изучается с 1959 г. продуктивность одних и тех же деревьев в различные годы. При этом установлено, что в неурожайные годы шишек не бывает ни на одном дереве. В различные семенные годы число шишек изменяется, но неодинаково на всех деревьях. Так, у большинства из них отмечено чередование обильной продуктивности со слабой и средней, например, на дереве 21 в 1959 г. было 23 шишки, 1961—384, а в 1964 — 1738; на дереве 22 соответственно 0,0 и 1286, на 26 —

1093, 360 и 368. На некоторых деревьях была одинаковой все три семенные годы или средняя продуктивность, как, например, на дереве 2 — 386, 307 и 235 или слабая, как на дереве 52 — 23, 66 и 66. Выявить какую-либо закономерность в образовании шишек ели на отдельных деревьях в семенные годы, пока не удалось.

В 1958 г. нами изучалась зависимость количества и качества семян от размера шишки (см. табл. 2). Как видно из приведенных в этой таблице данных, на долю шишек 7 и 8 см приходится 77% от числа всех шишек. С изменением длины шишки заметно изменяется ее вес, в то время как число семян в шишке, размер семян, их абсолютный вес и качество изменяются мало, особенно у шишек размером 6, 7 и 8 см. Вот почему с уменьшением среднего размера шишки (см. табл. 1) вес шишек уменьшается, а выход семян остается почти неизменным.

В семенные годы отмечена в шишках всех размеров одинаково высокая завязываемость семян и как видно на таблице 2, в 1958 г. их насчитывалось от 145 штук в 6 см шишке до 178 штук в 10 см шишке, с хорошей всхожестью от 79 до 93%. При посеве в грунт семян, извлеченных из шишек разных размеров (6—10 см) в 1958—1959 гг., не установлено влияния размера шишек как на грунтовую всхожесть семян, так и на рост сеянцев. Следовательно, сбор и сортировка шишек отдельно по размерам не имеет практического значения.

В связи с периодичностью плодоношения ели, большое значение имеет продолжительность сохранения всхожести ее семян при хранении. Нами этот вопрос изучался несколько лет. Результаты всхожести семян сбора 1958 и 1959 г. по годам определялись Башкирской межобластной станцией лесных семян (табл. 3).

Из приведенных данных видно, что семена ели колючей при хранении в пакетах в комнатных условиях (значительно худшие результаты получены при хранении семян в мешках в холодном помещении и в бутылях в подвальном помещении) сохраняют высокую лабораторную всхожесть в течение 5—6 лет. Так, через 5 лет хранения она уменьшается всего лишь на 4—8%, через 6 лет — на 12—20% и только на седьмой год она падает резко до 40% и семена переходят в категорию нестандартных.

Таблица 1

Семенная продуктивность ели колючей в Башкирской АССР в 1958—1965 гг.

№№ п/п	Основные показатели количества и качества семян	Ед. изм.	Годы исследований							
			1958	1959	1960	1961	1962	1963	1964	1965
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1.	Число плодоносящих деревьев	шт.	44	36	0	37	0	0	45	0
2.	Максимальное число шишек на 1 дереве	шт.	260	1093	0	516	0	0	1738	0
3.	Количество шишек на всех деревьях	шт.	5887	3895	0	7182	0	0	12341	0
4.	Вес всех шишек в свежесобранном состоянии	кг.	63,6	44,3	0	61.2	0	0	123	0
5.	Вес очищенных семян	кг.	3,1	1,9	0	4,1	0	0	6,3	0
6.	% выхода семян от веса шишек	%	4,8	4,3	0	6,7	0	0	5,2	0
7.	Средняя длина шишки	см.	7,6	7,8	0	6,8	0	0	7,1	0
8.	Средний вес 1 шишки	г.	10,8	11,4	0	8,5	0	0	10,0	0
9.	Вес 1000 шт. семян	г	4,2	4,5	0	4,2	0	0	4,1	0
10.	Лабораторная всхожесть семян в год сбора	%	83	81	0	85	0	0	77	0
11.	Энергия прорастания семян за 7 дней	%	78	73	0	81	0	0	71	0

Таблица 2

Влияние размера шишек на количество и качество семян ели колючей

Размер шишки в см	Число шишек на всем участке		Средний вес 1 шишки в г $M_{ср} \pm m$	Число чешуек в 1 шишке $M_{ср} \pm m$	Число полнозернистых семян в 1 шишке $M_{ср} \pm m$	Вес 1000 семян в г	Длина 10 семян в мм	% всхожести за 20 дней	Энергия прорастания за 7 дней в %
	в штуках	в % от общего числа							
6	480	8	7,41±0,03	128±1,3	145±1,7	3,71	33	79	68
7	2546	43	9,32±0,03	138±1,2	147±1,5	3,80	37	84	79
8	1972	34	11,24±0,03	154±2,0	157±1,4	4,11	39	82	76
9	729	12	13,95±0,04	172±1,2	172±1,2	4,30	41	86	81
10	160	3	16,80±0,06	178±1,6	178±1,1	4,76	42	93	84
Итого	5887	100							

Таблица 3

Всхожесть семян ели колючей в зависимости от продолжительности хранения

Год сбора семян	Способ хранения	Всхожесть семян в % по годам							
		1958	1959	1960	1961	1962	1963	1964	1965
1958	В пакетах в комнатных условиях	83	76	82	72	74	79	71	43
1959	То же	—	81	86	82	77	75	73	61

ЛИТЕРАТУРА

Ковтуненко И. П., 1955, Выращивание декоративных хвойных растений.

Соболев А. Н., Фомичев А. В. 1908, Лесной журнал вып. 6.

Башкирский государственный университет, Уфа

Н. П. КРЫЛОВА

ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ И РЕЖИМА ИСПОЛЬЗОВАНИЯ НА ФОРМИРОВАНИЕ ЗАПАСА СЕМЯН ЛУГОВЫХ РАСТЕНИЙ[1]

Известно, что способность семян прорастать не сразу, а длительно сохранять свою жизнеспособность, является важным приспособительным свойством растений, способствующим повышению устойчивости видов в ценозах (Работнов, 1950). Формирование запаса семян луговых растений в большой степени зависит от экологических условий и режима использования травостоя. Влияние этих факторов на накопление семян в почве исследовалось нами на лугах экспериментальных хозяйств «Белый Раст» и «Качалкино» Всесоюзного института кормов (Московская область). Почвенные образцы были взяты с участков суходольного и низинного луга, суходольного луга временно-избыточного увлажнения. На суходольном лугу и лугу временно-избыточного увлажнения в течение последних 10 лет проводилось пастбищное использование, на низинном — сенокосно-пастбищное. Дополнительно проведено определение запаса семян со следующих участков, расположенных на водоразделе, близ Качалкино: лесные поляны, редколесье, густые лесные насаждения. Эти участки в течение последних 6 лет использовались как лесное пастбище.

Определение запаса семян по каждому исследованному участку проводилось посредством отмыва почвенных проб и последующего проращивания отмытых семян в противнях в теплице. Почвенные пробы брали буром Шайна (10 см × 10 см) на глубину 0—5 см и 5—10 см, по 50 проб с каждого участка. Проращивание семян проводилось в теплице непрерывно с июля 1963 года по ноябрь 1965 года.

Результаты исследования показали, что в почве при-

[1] «Семена» употребляются автором в агрономическом, а не морфологическом смысле. Прим. ред.

родных пастбищ содержится большое количество семян луговых растений: от 6406 до 9406 семян на 1 м² в слое 0—5 см в почве открытых пастбищ и от 874 до 7408 в почве лесных пастбищ. В слое 5—10 см число семян значительно уменьшается (табл. 1).

Таблица !

Общий запас семян в почве природных долголетних пастбищ в зависимости от экологических условий

Тип местообитания	Число семян в ср. на 1 м²		Число видов растений, семена которых обнаружены в почве	
	в слое 0—5 см	в слое 5—10 см	в слое 0—5 см	в слое 5—10 см
Суходольный луг	6952	1306	80	42
Суходольный луг временно-избыточного увлажнения	6406	2704	64	43
Низинный луг	9406	142	57	16
Лесная поляна на суходоле	7408	266	63	11
Редколесье	992	816	47	16
Густые лесные насаждения	874	412	30	24

Роль экологических условий и режима использования луга в формировании запаса семян примерно равноценна.

Экологические условия в первую очередь влияют на видовой состав накапливаемых семян, так как они определяют состав произрастающих на лугу растений. Влияние экологических условий на размеры запаса семян проявляется в том, что они определяют интенсивность обсеменения растений и условия прорастания семян. Однако возможность обсеменения растений в большей степени зависит от режима использования луга.

Режим использования является основным фактором, определяющим количество семян, накапливаемых в почве. Наряду с этим, пастбищное использование создает благоприятные условия распространения семян с одних участков на другие. Среди исследованных нами участков максимальное общее количество семян отмечено для суходольного, низинного лугов и лесной поляны на суходоле (табл. 1). Значительный общий запас семян в почве суходольного луга и лесной поляны объясняется

ежегодным пополнением запаса в результате быстрого созревания семян в этих условиях. Высокое содержание семян в почве низинного луга обусловлено слабой аэрацией, что затрудняет прорастание семян и тем самым способствует их накоплению. Полученные данные подтверждают выводы И. Д. Богдановской-Гиенэф о том, что запас семян увеличивается там, где условия менее благоприятны для прорастания семян (1954).

Наименьший запас семян обнаружен в почве густых лесных насаждений, где видовой состав растений малочислен и проективное покрытие невелико.

В соответствии с разнообразием видового состава ценозов, наибольшее число видов семян, накапливаемых в почве, обнаружено также на суходольном лугу и лесной поляне и наименьшее—в почве густых лесных насаждений. С глубиной видовой состав семян обедняется. В слое почвы 5—10 см число видов семян на абсолютном суходоле и суходольном лугу временно-избыточного увлажнения в 1,5—2 раза меньше, чем в слое 0—5 см. Особенно резкое обеднение видового состава семян с глубиной отмечено на низинном лугу и лесных пастбищах на суходоле.

Основная часть семян в почве исследованных участков представлена ситниками, осоками и разнотравьем (табл. 2). Среди злаков, как правило, доминирует мятлик луговой, что определяется влиянием выпаса. Несомненно, что на низинный луг и лесные пастбища семена мятлика лугового также занесены в результате выпаса.

Из бобовых в почвах лугов в значительных количествах обнаружены семена клевера белого. На лесных участках запас семян этого вида невелик. Наибольшее число семян клевера белого встречено в почве низинного луга — 916 семян на 1 м^2 в слое 0—5 см и суходольного луга временно-избыточного увлажнения — 724.

На основании полученных данных можно заключить, что в почве суходольных и низинных лугов, используемых как долголетние пастбища, содержится большое количество всхожих семян клевера белого и мятлика лугового. При проведении мероприятий по поверхностному улучшению таких пастбищных участков в лесолуговой зоне целесообразно ограничиваться внесением удобрений и подсевом травосмесей, не содержащих в

Таблица 2

Влияние экологических условий и режима использования на видовой состав семян

(число семян на 1 кв. м)

Виды	Суходольный луг		Суходольный луг временно-избыточного увлажнения		Низинный луг временно-избыточного увлажнения		Лесная поляна на суходоле		Редколесье		Густые лесные насаждения	
	0—5 см	5—10 см	0—5 см	5—10 см	0—5 см	5—10 см	0—5 см	5—10 см	0—5 см	5—10 см	0—5 см	5—10 см
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Злаки												
Лисохвост луговой	—	—	56	—	—	—	96				50	
Мятлик болотный	—	—					64					
Мятлик луговой	520	76	212	66	80	—	362					
Мятлик однолетний	206	—	174	—	—	—	28					
Мятлик обыкновенный	—						276					
Мятлик сплюснутый	108											
Овсяница красная	142	—	—	—	—	—	48					
Полевица обыкновенная	24	34	1020	—	264	—	42					
Полевица собачья	—	—	220	—	286	—	154	—	20			
Щучка дернистая	—	—	56	—	68	—	20					
Осоки	200	108	554	422	522	—	374	56	330	132	94	82

Ситниковые												
Ситник жабий	1178	66	2510	1246	4416	—	1606	102	40			
Ситник блестящий	—	—	22	34	—	—	—	—	48			
Ожика волосистая	—	—	—	—	60	—	54	—				
Бобовые												
Клевер белый	312	126	724	122	916	—	108	34	6	—	—	—
Разнотравие												
Вербейник							370					
Горец птичий	200	22										
Жерушник	22	—					28	—	28	—		
Звездчатка средняя	116	—	106	74	342	—	678	—	104	—	48	78
Зверобой											62	82
Золотая розга							28					
Качим	36	—	28	248	—	—	718					
Лапчатка гусиная	—	—	—		36							
Лапчатка серебристая	54	—										
Луговой чай	—	—	20	—	—	—	220					
Лютик золотистый	—	—	—	—	56							
Лютик едкий	—	—	—	—	104	—	24					
Лютик ползучий					36		124					
Манжетка	—	—	84									
Марь белая	308	—	—	—	46							

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Марь красная	348	124										
Нивяник	44	—	—	—	—	—	28					
Одуванчик	56	—	—	—	48	—	68	—		28	—	—
Пастушья сумка	28	—	—	—	—	—	—	—		—	80	48
Подмаренник мареновидный	—	—	—	—	62							
Подмаренник северный	—	—	70	—	260							
Подмаренник цепкий	—	—	36									
Подорожник большой	—	78	22	—	22		234					
Ромашка непахучая	216	46										
Сурепка обыкновенная	292	134	—	—	268	52	32					
Сущеница	—	72	130	60	84		544					
Торица полевая	154	—				22	682				402	26
Фиалка собачья	20	—	—	—	—	—	48	—		—	—	—
Щавель кислый	26	—	—	—	—	—	—	—		—	—	—

своем составе названных видов. Накопление семян клевера белого и мятлика лугового в почвах лесных участков, используемых как пастбище, происходит медленно. При пастбищном использовании лесных участков необходимо производить поверхностный разбросной подсев клевера белого и других пастбищных растений.

ЛИТЕРАТУРА

Богдановская-Гиенэф И. Д. 1954. Уч. зап. Ленингр. унив. № 167, сер. биол. наук, в. 34.

Работнов Т. А. 1950. Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. III, в. 6

Всесоюзный институт кормов.
Луговая, Моск. обл.

В. В. СТАРИКОВА

СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ КЛЕВЕРА ГОРНОГО И КЛЕВЕРА АЛЬПИЙСКОГО В УСЛОВИЯХ ЛУГОВОЙ СТЕПИ

Клевер горный (Trifolium montanum L.) и клевер альпийский (Trifolium alpestre L.) являются одними из доминирующих видов бобовых в травостое Стрелецкой степи Центрально-Черноземного заповедника.

Их семенная продуктивность и урожай семян изучались в течение четырех вегетационных сезонов (с 1960 по 1963 гг.). Мы рассматривали семенную продуктивность аналитически, выделяя такие ее элементы: потенциальная продуктивность (п. п.) — общее количество цветков на соцветии и генеративном стебле; количество завязавшихся плодов; реальная продуктивность (р. п.) — количество зрелых неповрежденных плодов на соцветии и генеративном стебле.

Учет отдельных элементов семенной продуктивности проводился на массовых сборах через определенный промежуток времени. Для учета потенциальной продуктивности собирали по 30 генеративных стеблей со всех участков степи (косимых и некосимых). На всех головках 1 и 2 порядков раздельно подсчитывалось количество цветков. Зная среднее количество головок на стебле (их количество учитывалось на 100 генеративных стеблях) и их потенциальную продуктивность, можно легко подсчитать потенциальную продуктивность стебля.

Учет осемененности цветков клевера проводился 3—4 раза в вегетационный сезон через каждые 10 дней. Собирали по 20 стеблей с каждого участка. Цветки с головок 1 и 2 порядков анализировались отдельно. Для анализа обрывали все цветки с головок, перемешивали и из общей массы брали 5 проб по 100 цвет-

ков. Всего за весь сезон проверялась осемененность 24 000—32 000 цветков обоих видов клевера. При анализе проб учитывали количество пустых цветков, поврежденных цветков, поврежденных плодов и полноценных плодов. Сумма поврежденных и полноценных плодов дает количество завязавшихся плодов. Из полученных на основании трех или четырех учетов цифр выводилась средняя.

Семенная продуктивность клевера горного и клевера альпийского и урожай их семян сильно колеблются по годам (рис. 1, 2). Так, в очень благоприятный 1961 г. средняя семенная продуктивность генеративного стебля клевера горного была в 6—15 раз выше, чем в другие годы, а урожай семян на некоторых участках превышал в 50 раз. В засушливый же 1963 г. урожай у них был практически ничтожным: у клевера горного — 8,6 семян на 1 кв. м, у клевера альпийского — 0,012 семян на 1 кв. м.

Во все годы наблюдалась такая закономерность завязавшихся плодов и реальная продуктивность у обоих видов клевера резко уменьшаются по сравнению с потенциальной продуктивностью. Небольшое количество завязывающихся плодов у них объясняется рядом причин. Одной из них является недостаточное количество основных опылителей клеверов — шмелей. В Стрелецкой степи. основными опылителями являются домашние пчелы. А нектар цветков клевера альпийского доступен только определенным видам шмелей, т. к. у него длинная трубка венчика — 14 мм. У клевера горного длина трубки венчика 5 мм, и его цветки посещаются домашними пчелами. К тому же прохладная и дождливая погода во время цветения клевера, какая наблюдалась в 1962 г., затрудняет лет насекомых, что приводит к снижению процента осемененности цветков. Многие авторы считают, что эмбриологические особенности клевера оказывают существенное влияние на его семенную продуктивность. Одной из причин пустоцвета клевера считают гибель семяпочек, которая может происходить по разным причинам (из-за недоразвития зародышевых мешков; если не произойдет оплодотворение). Гибель оплодотворенных семяпочек происходит и из-за недостатка питательных веществ, который испытывают растения в период формирования плодов

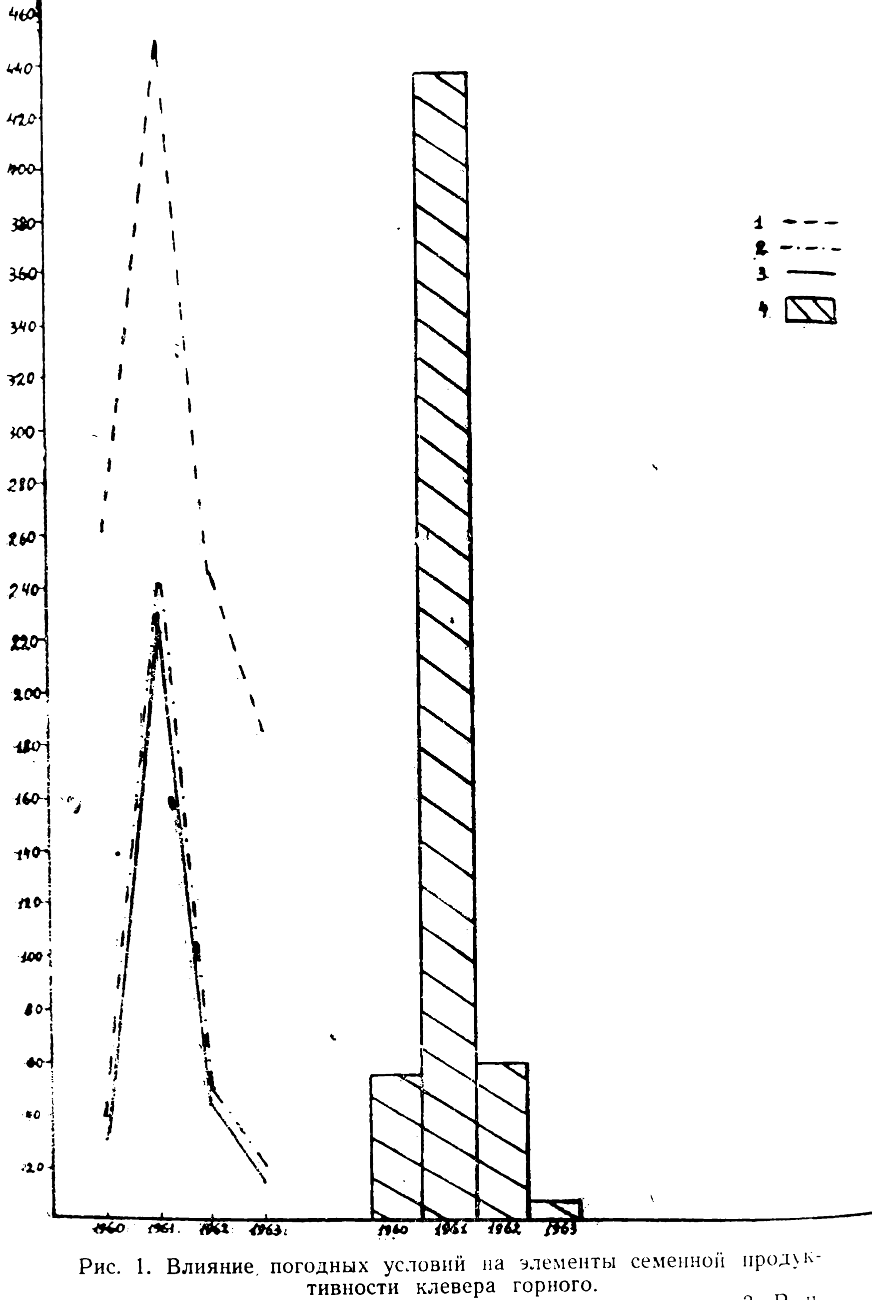


Рис. 1. Влияние погодных условий на элементы семенной продуктивности клевера горного.

1. П. п. стебля, 2. Количество завязавшихся плодов, 3. Р. п. стебля, 4. Урожай семян. На оси ординат — количество цветков или семян.

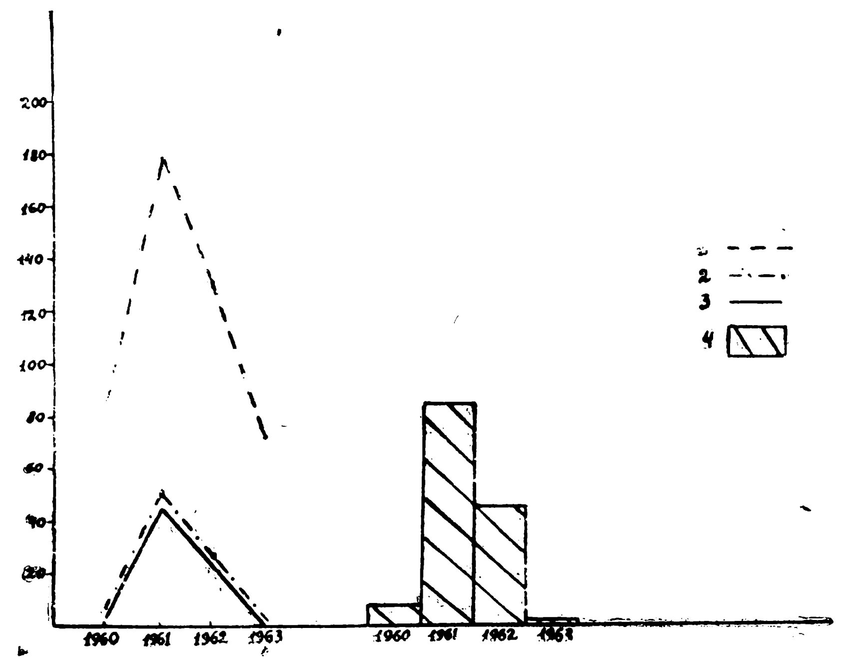


Рис. 2. Влияние погодных условий на элементы семенной продуктивности клевера альпийского.
Обозначения те же, что и на рис. 1.

даже при хороших условиях развития. Поэтому у растений даже в благоприятный вегетационный сезон количество завязывающихся плодов никогда не достигает потенциальной возможности. Вероятно, растения обладают определенной ограниченной способностью в формировании плодов. А постоянный излишек цветков у них является биологическим приспособлением, гарантирующим даже в неблагоприятных условиях образование того или иного количества семян.

Во все четыре года наблюдался однотипный размах колебаний показателей элементов семенной продуктивности (табл. 1, 2). Он наименьший у исходного элемента — потенциальной продуктивности, у производных он возрастает и наивысший у показателей урожая семян, т. к. урожай семян зависит от всех других элементов и, естественно, от причин, влияющих на них.

Таблица 1

Колебания показателей элементов семенной продуктивности клевера горного

Элементы семенной продуктивности	Средний показатель	Уклонение от среднего	
		максимальный в % от среднего	минимальный в % от среднего
П. п. стебля	288,7	165,5	59,3
Количество завязавшихся плодов на стебле	94,6	291,0	10,2
Р. п. стебля	86,8	307,6	6,6
Урожай семян	155,0	559,0	0,03

Таблица 2

Колебания показателей элементов семенной продуктивности клевера альпийского

Элементы семенной продуктивности	Средний показатель	Уклонение от среднего	
		максимальный в % от среднего	минимальный в % от среднего
П. п. стебля	129,7	171,6	54,6
Количество завязавшихся плодов на стебле	27,4	285,4	1,45
Р. п. стебля	24,2	148,7	1,65
Урожай семян	37,3	427,0	0,05

Сенокошение благоприятно влияет на семенную продуктивность клевера горного и клевера альпийского (рис. 3, 4). Причинами этого могут быть следующие обстоятельства: на некосимой степи хуже прогреваются почвы; во время массового созревания плодов на некосимой степи общий запас влаги несколько меньше, чем на косимой степи; сильно развитая подстилка создает худшие условия освещения и для семенного возобновления.

Семенная продуктивность клеверов изучалась на

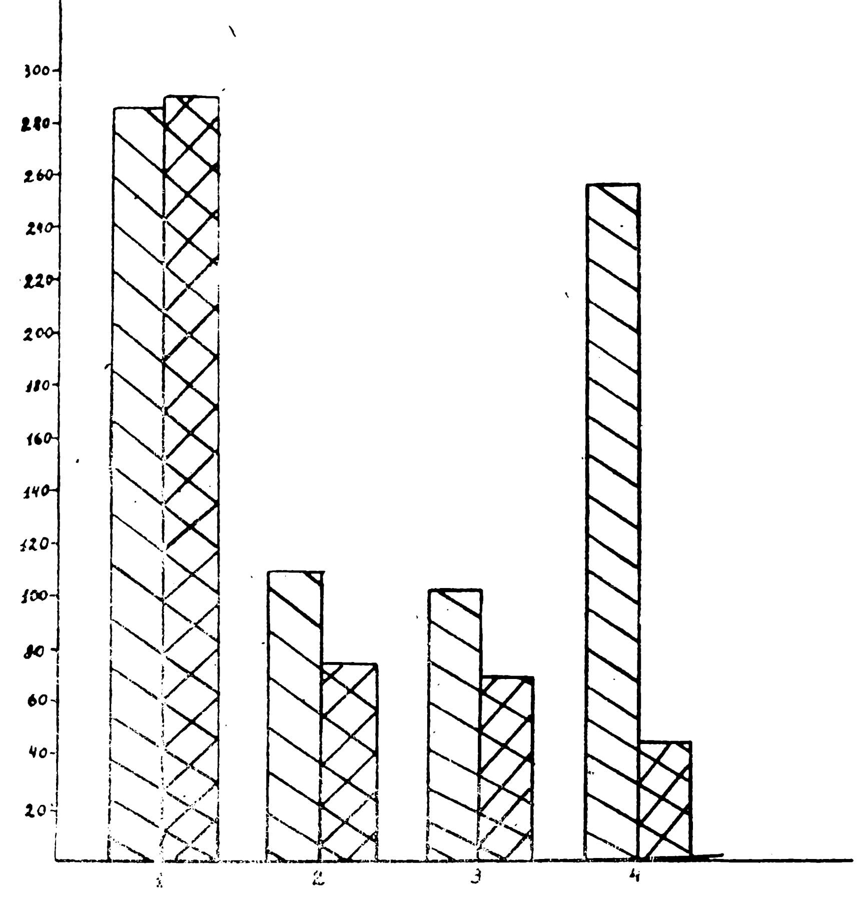


Рис. 3. Влияние сенокошения на элементы семенной продуктивности клевера горного.

А — косимая степь, Б — некосимая степь (обозначения А и Б см. рис. 4).

1. П. п. стебля, 2. Количество завязавшихся плодов, 3. Р. п. стебля, 4. Урожай семян.

двух участках, которые отличаются фитоценотическими условиями: на косимой степи 1 участка преобладают прямокострово-типчаково-разнотравные ассоциации, на некосимой степи этого участка — ковыльно-мятликово-костровые, на косимой степи 2 участка — прямокострово-разнотравно-вейниковые, а на некосимой степи 2



Рис. 4. Влияние сенокошения на элементы семенной продуктивности клевера альпийского.
Обозначения те же, что и на рис. 3.

участка преобладают ковыли и вейник. У клевера горного реальная продуктивность почти одинакова на обоих участках, урожай же немного выше на 1 участке, у клевера альпийского все показатели выше на 2 участке (рис. 5, 6).



Рис. 5. Влияние фитоценотических условий на элементы семенной продуктивности клевера горного.
А — участок 1, Б — участок 2.
1. П. п. стебля, 2. Количество завязавшихся плодов, 3. Р. п. стебля, 4. Урожай семян.



Рис. 6. Влияние фитоценотических условий на элементы семенной продуктивности клевера альпийского.
Обозначения те же, что и на рис. 5.

Клевер альпийский по всем показателям элементов семенной продуктивности значительно отличается от клевера горного — они у него ниже. Потенциальная продуктивность стебля у него в 2—3 раза меньше, чем

у клевера горного. Значительно меньше количество завязавшихся плодов и реальная продуктивность стебля. Одной из причин низкой реальной продуктивности клевера альпийского является очень большой процент поврежденных плодов (до 57%). Из-за длинной трубки венчика нектар цветков доступен ограниченному кругу опылителей, и насекомые прибегают к «хитрости»: они прогрызают отверстие в основании трубки венчика. Такие продырявленные цветки остаются бесплодными.

Вероятно, небольшая семенная продуктивность клевера альпийского связана и с тем обстоятельством, что он хорошо размножается вегетативным путем (корнеотпрысковое растение), а это приводит к подавлению семенного размножения. Таким образом, морфолого-биологические особенности оказывают влияние на его семенную продуктивность.

ЛИТЕРАТУРА

В. В. Алпатов, 1948. Погода, шмели, пчелы и урожай семян красного клевера. Календарь русской природы, кн. 1.

Е. А. Афанасьева и В. Н. Голубев. 1962. Почвенно-ботанический очерк. Стрелецкой степи. Курск.

В. А. Гаврилюк, 1961. Ботан. журн., 46, 1.

И. В. Голубева, 1963. Тр. Центрально-черноземного заповедника, вып. 8.

Ч. Дарвин, 1950. Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире. Сочин., т. 6.

И. Н. Оловянникова, 1949. Экология и ритм цветения растений Стрелецкой степи (рукопись).

Т. А. Работов, 1960. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. Полевая геоботаника, т. 2.

В. Ф. Федорчук, 1944. Развитие и строение семяпочек и семян у красного клевера.

Ульяновский государственный
педагогический институт
им. И. Н. Ульянова

Ф. А. АЛЕКСАНДРОВ

СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ НЕКОТОРЫХ ДУБРАВНЫХ ВИДОВ В ПРИРОДЕ И КУЛЬТУРЕ

С целью использования в озеленении города Кирова и других населенных мест области раннецветущих дикорастущих многолетников местной флоры, мы проводили наблюдения с 1955 г. за развитием и с 1963 г. плодоношением медуницы неясной, сочевичника весеннего и яснотки крапчатой в ботаническом саду Кировского пединститута и питомнике Кировского горзеленстроя.

Растения указанных видов разделялись на три части: одна треть растения оставалась на месте, а две части переносились в ботанический сад и питомник горзеленстроя.

За 1963—1964 гг. получены следующие данные (для учета брались 10 растений каждого вида) по продуктивности семян медуницы неясной и сочевичника весеннего (табл. 1).

В естественных условиях, во время цветения меду-

Таблица 1

Семенная продуктивность медуницы неясной и сочевичника весеннего

Название растений	Среднее количество					
	стеблей на 1 растение		цветков на 1 растение		семян на 1 растение	
	дикорастущее	культурное	дикорастущее	культурное	дикорастущее	культурное
Pulmonaria obscura Dum.	2,1	4,0	4,5	8,1	27	125
Orobus vernus L.	3,2	5,3	5,0	8,3	2	45

ницы неясной часто дует холодный ветер, что мешает полету шмелей и пчел. Поэтому обычно первые цветки не опыляются и количество завязавшихся плодов уменьшается по сравнению с растениями, находящимися в культуре. Кроме того, в культуре у медуницы неясной увеличивается количество цветущих стеблей и цветков на одно растение.

У сочевичника весеннего, ввиду более позднего цветения, опыление осуществляется нормально, но в природных условиях плоды и семена его сильно повреждаются семеедами (личинки гороховой плодожерки, пятиточечного долгоносика и другие). В некоторые годы (1963) с дикорастущих растений мы совсем не смогли собрать неповрежденные семена. В культуре же процент повреждения плодов и семян сочевичника весеннего семеедами резко снижается.

Ниже приводим данные о семенной продуктивности яснотки крапчатой (табл. 2).

Таблица 2

Семенная продуктивность яснотки крапчатой

Название растения	Среднее количество							
	стеблей на 1 растение		мутовок на 1 растение		цветков в 1 мутовке		плодов на 1 растение	
	дикорастущее	культурное	дикорастущее	культурное	дикорастущее	культурное	дикорастущее	культурное
Lamium maculatum L.	2,5	4,3	3,5	6,5	7	10,2	154	683

Яснотка крапчатая в условиях культуры сильно увеличивается в размере, дает много цветущих стеблей и цветков, что увеличивает резко ее семенную продуктивность.

Указанные выше дубравные виды растений хорошо зимуют в садах и парках под снегом, но при посадке их в цветочные ящики для озеленения балконов, они зимой вымерзают. При закапывании цветочных ящиков осенью в почву, где в зимний период накапливается снег толщиной 40—45 см, растения перезимовали хорошо и при переносе их на балкон весною цвели и все лето вегетировали.

Кировский педагогический
институт

И. В. ГУФРАНОВА, Е. В. КУЧЕРОВ

СЕМЕННОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ ГОРИЦВЕТА ВЕСЕННЕГО В ПРИРОДЕ И КУЛЬТУРЕ

Горицвет весенний (Adonis vernalis L.) — многолетнее растение из семейства лютиковых (Ranunculaceae) — с давних времен использовался в народной медицине против сердечных болезней, при почечной водянке, остром воспалении почек, при одышке, отеке ног и т. п. (Рытов, 1918; Носаль М., Носаль И., 1959). В научную медицину он введен в конце XIX века (Землинский, 1958; Станков, 1946). В настоящее время горицвет весенний является одним из широко используемых в медицине лекарственных растений. Около 15 процентов всех лечебных препаратов содержат в себе ту или иную часть горицвета. В связи с этим медицинская промышленность СССР ежегодно перерабатывает около 400 тонн сырья (надземной массы) горицвета (Губанов и др., 1965). Значительная часть травы горицвета идет на экспорт.

Известно, что запасы горицвета в СССР за последние годы резко снизились в связи с распашкой целинных земель, где находились основные его заросли (Шретер, 1957; Губанов и др., 1965; Пошкурлат, 1964).

В Польше горицвет стал настолько редким растением, что все его местообитания объявлены заказниками и подлежат охране (Gawlowska Jadwiga, 1958).

Большая ценность горицвета, значительный спрос на сырье вызвали необходимость изучения его зарослей и проведения опытов по введению в культуру этого ценного лекарственного растения.

Нами в Башкирии в 1958—1965 гг. изучались условия размножения горицвета в природе и в культуре (Ботанический сад Института биологии Башгосуниверситета, Уфа).

Изучение естественных зарослей горицвета, проведенное на северо-востоке Башкирии (Месягутовская лесостепь), на Южном Урале и на Белебеевской возвышенности показало, что он редко образует сплошные заросли. Следовательно, его возобновление затруднено какими-то причинами. С целью выяснения мы провели учет мест произрастания горицвета методом пробных площадок в различных местообитаниях. Как правило, горицвет растет здесь на южных, юго-западных и юго-восточных склонах холмов.

На безлесных склонах его основные заросли сосредоточиваются в нижних частях, у подошвы склона. Например, на Южном склоне сырта в окрестностях д. Верхне-Троицкое в Туймазинском районе (склон 15°) в 1965 году в нижней части склона на 1 м^2 в среднем встречалось 7 кустов горицвета, а на вершине — только один. Причем, в нижней части склона много молодых растений (мелких). Вероятно, плодики с верхних частей склона смываются сильными дождями к подошве, где и произрастают. Особенно ярко такая картина проявляется на крутых склонах (свыше 30°). Так, на крутом склоне (40°), поросшем сосной, около с. Метели Дуванского района на вершине склона было 2 мощных куста горицвета, в средней части—1, а у подошвы—один молодой куст (без генеративных побегов) и 26 мелких всходов (18 июля 1958). Семена прорастали в опавшей сосновой хвое и мхе, где много влаги.

Подобная особенность произрастания горицвета отмечалась во многих обследованных нами пунктах.

Значительный вред возобновлению горицвета наносят животные. На пологих и даже довольно крутых склонах, где произрастает горицвет, всегда пасется скот. Животные не поедают, но они вытаптывают молодые всходы и растения погибают. В связи с этим, около плодоносящих старовозрастных кустов редко можно увидеть молодые растения.

Распространению семян способствуют муравьи, которых привлекают только что осыпавшиеся плодики. Они растаскивают их далеко от материнского растения. В околоплодиках, вероятно, имеются какие-то вещества, которые привлекают муравьев. Об этом свидетельствует тот факт, что муравьи почти целиком съедают околоплодник.

Опыты по культуре горицвета весеннего, проведенные как у нас в Советском Союзе (Аксельрод, 1961; Кучеров, Гуфранова, 1961); так и за рубежом (Gawlowska, 1958) показали, что при семенном размножении существует целый ряд трудностей.

Семена (плодики) горицвета, при посеве их весной, не дают всходов несколько месяцев. Так, при посеве сухими семенами в грунт 30 апреля 1958 года, всходы появились только 19 сентября, т. е. через 142 дня.

Нами в Ботаническом саду в течение ряда лет проводились опыты по проверке всхожести семян горицвета, собранных в различные годы и в разной степени зрелости.

В 1965 г. проращивались (в чашках Петри) семена горицвета урожая 1961, 1962 и 1965 гг. по вариантам: покровы семени не нарушены, покровы нарушены частично и семена без покровов. Проросли только семена урожая 1965 г. без покрова (20% всхожести).

В других случаях семена быстро покрывались плесенью и сгнивали. Таким образом метод проращивания семян в чашках Петри на фильтровальной бумаге не дал положительных результатов.

Семена горицвета урожая 1961 и 1962 гг., которые в чашках Петри не давали всходов, в песке и почве имели всхожесть от 1 до 4%. Следовательно, через 3—4 года хранения отдельные семена горицвета сохраняют всхожесть, но практически для посева такие семена не пригодны.

Определение всхожести семян (19.VI. 1965) через два месяца после сбора, проведенное как в песке, так и в почве, показало, что всхожесть их колеблется от 10 до 50%. Лучшие результаты получены при посеве семян без оболочки, а также с частично нарушенной оболочкой в песок. При проращивании же семян с оболочкой, всходы появляются через 25—30 дней после посева, но всхожесть семян всего лишь 16—23%.

В 1965 году нами был проведен посев горицвета незрелыми, свежеубранными и подсушенными в термостате семенами. (Орешки собирались через 25 дней после отцветания, когда они еще с трудом отделялись от цветоложа). Незрелые плоды всходов не дали. При посеве же зрелых семян (начало осыпания) в день сбора, всходы появились через 49 дней. Полевая всхо-

жесть семян оказалась 29% (высевалось по 100 семян в трех повторностях). Для горицвета такая всхожесть считается высокой (Аксельрод, 1961).

При семенном размножении горицвета его рост и развитие проходят весьма медленно. В год посева горицвет образует семядольные листочки и один-два настоящих листочка. На второй год растение очень медленно растет, к концу вегетации оно достигает высоты не более 7 см и имеет один стебель с несколькими листьями. На третий год жизни горицвет образует уже 2 стебля, но не цветет. Цветение и плодоношение начинается на четвертый год жизни (рис. 1).

На старовозрастных кустах горицвета весеннего в естественных условиях нами было отмечено в среднем

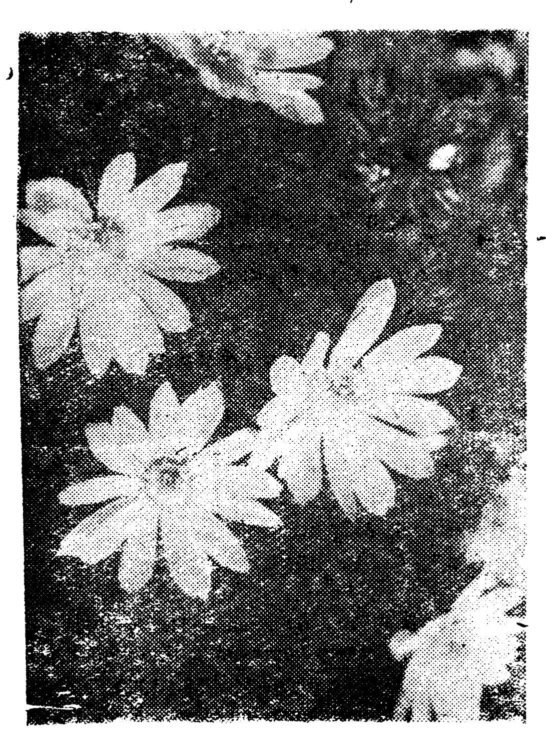


Рис. 1. Цветение горицвета весеннего в культуре

15 плодов, в каждом из которых было до 40 плодиков. При семенном размножении в культуре, на четвертый год жизни на одном растении образуется от 1 до 3 плодов. В последующие годы число их постепенно увеличивается. Созревание плодиков происходит через 30—40 дней после цветения.

При переносе горицвета весеннего корнями из естественных условий на питомник в Ботанический сад было установлено, что в плодах постепенно увеличивается число плодиков и улучшается их качество. Так, при пересадке горицвета весеннего из северо-восточных районов Башкирии (1958) в 1960 году, через два года, число орешков в плоде колебалось от 37 до 53 штук, а на четвертый год их было уже от 72 до 103 штук. Постепенно увеличивалось также число выполненных плодиков и уменьшалась щуплость семян.

При введении в культуру горицвета весеннего необходимо прежде всего подробно изучить особенности биологии семян и разработать приемы, повышающие полевую всхожесть.

Наши исследования биологии семенного размножения горицвета как в условиях природы, так и в культуре являются лишь начальным этапом более углубленных работ в этом направлении.

ЛИТЕРАТУРА

Аксельрод Д. М. 1961. Сб. Дикорастущие и интродуцируемые полезные растения в Башкирии, вып. 1, Уфа.

Губанов И. А., Ивашин Д. С., Куваев В. Б., Молодожников М. М., Шретер А. И. 1965. Растительные ресурсы, т. 1, вып. 4, М.—Л.

Землинский С. Е. 1946. Лекарственные растения СССР, изд. 3, М.

Кучеров Е. В., Гуфранова И. Б. 1961. Дикорастущие и интродуцируемые полезные растения в Башкирии, вып. 1, Уфа.

Носаль М. А., Носаль И. М. 1959. Лекарственные растения и способы их применения в народе, Киев.

Пошкурлат А. П. 1964. Сб. Изучение и использование лекарственных растительных ресурсов СССР, Л.

Рытов М. В., 1918. Русские лекарственные растения, т. I, Петроград.

Станков С. С., 1946. Дикорастущие полезные растения СССР, М.—Л.

Шретер А. И. 1957. Мед. промышленность СССР, 7, М.

Gawlowska J. 1958. Ochrana przyrody, Rocznik, 25, Krakow.

Башкирский государственный
университет,
Уфа

Д. К. РЯХОВА, Е. В. КУЧЕРОВ

ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ ЖИВОКОСТИ ВЫСОКОЙ (Delphinium elatum L.) В КУЛЬТУРЕ

Большинство лекарственных растений, введенных в культуру, еще в недалеком прошлом произрастали в диком состоянии. При введении в культуру лекарственных растений, семенной способ размножения их является основным.

Многие лекарственные растения отличаются растянутым периодом цветения, а отсюда и крайне недружным созреванием семян.

Семена одних растений сравнительно легко прорастают, другие же требуют высоких или переменных температур, а некоторые прорастают только после стратификации или скарификации. Замедленное прорастание семян большинства лекарственных растений, является их приспособительным свойством, как дикорастущих растений.

Нами было изучено 107 видов и сортов лекарственных растений, принадлежащих к 26 семействам. Опыты проводились в Ботаническом саду института биологии Башкирского государственного университета. Были изучены некоторые вопросы биологии семян, динамика их созревания, семенная продуктивность основных видов лекарственных растений.

Как показали наблюдения, большинство лекарственных растений, интродуцируемых и перенесенных из местной дикой флоры, в условиях культуры плодоносили и давали зрелые семена.

В настоящей статье приводятся данные по особенностям семенного размножения живокости высокой. Это многолетнее растение из семейства лютиковых

(Ranunculaceae). При посеве весной растения в первый же год жизни плодоносят и дают зрелые семена, но в небольшом количестве. При летних посевах растения развивают только розетку листьев и плодоносить начинают во втором году жизни. С возрастом семенная продуктивность живокости возрастает. По нашим данным, она составила от 2 до 3,8 с одного растения.

Семена живокости высокой крайне недружно прорастают. При проращивании их на фильтре и в песке первые проростки появляются через 14—15 дней, в полевых условиях на 23-й день после посева и продолжают появляться до осени. В связи с этим на делянках в течение вегетационного периода первого года жизни растения были в различных фазах развития.

Проращивание семян в различной степени их зрелости показало, что наиболее высокую всхожесть имели свежесобранные семена желто-зеленой спелости (в 2—3 раза выше, чем более зрелые). Следует заметить, что непроросшие семена, как правило, не покрывались плесенью, следовательно, они были жизнеспособны. Проращивание семян живокости высокой различных лет сбора (1962, 1963, 1964, 1965 гг.) при температуре 20—22° не дало какой-либо разницы. Все семена в одинаковой степени плохо прорастали.

Для выяснения причин непрорастания семян проводили их стратификацию в различные сроки (при температуре +2° — +3°) с предварительным намачиванием в течение суток. Как показали наблюдения (табл. 1), с увеличением срока воздействия пониженными температурами всхожесть семян повышалась.

Таблица 1

Влияние стратификации на прорастание семян живокости высокой

№№ п/п	Продолжительность стратификации (в сутках)	% проросших семян за 12 суток	№№ п/п	Продолжительность стратификации (в сутках)	% проросших семян за 12 суток
1	—	11,0	6	12	34,0
2	7	21,5	7	13	26,0
3	8	22,5	8	14	27,5
4	10	26,5	9	15	34,0
5	11	32,0	10	17	37,5

По современным представлениям наступление или прерывание покоя семян определяется не только ростовыми веществами, но и ингибиторами роста. Известно, что некоторые химические вещества, содержащиеся в плодах, в семенной кожуре, могут играть определенную роль в задержке прорастания семян, причем эти вещества могут быть удалены из семян путем продолжительного промывания. Поскольку неокрашенные семена живокости лучше прорастают, чем окрашенные, мы провели промывание зрелых семян водой в течение 10 дней. Промытые семена брали через каждые сутки, одну партию из них помещали в условия пониженной температуры (+2—3°С), другую же оставляли в лаборатории (при температуре +20—22°) и подсушивали до воздушно-сухого состояния. Семена из обеих партий проращивали в чашках Петри.

Таблица 2

Влияние промывания и пониженной температуры на прорастание семян живокости высокой

Семена промытые, воздушно-сухие при + 20—22°		Семена промытые и стратифицированные при + 2 — + 3		
продолжительность промывания (дни)	% всхожести (за 15 дней)	продолжительность в днях: промывания	продолжительность в днях: стратификации	% всхожести (за 15 дней)
Контроль (сухие семена без промывания)	14	—	—	—
5	33	5	34	83
6	35	6	33	90
7	34	7	32	67
8	30	8	31	72
9	40	9	30	73
10	28	10	29	77

Таким образом, промывание семян водой повышало их всхожесть в 2—3 раза в сравнении с контролем. Значительно выше был эффект от воздействия пониженными температурами. Так, в этом же опыте при суточном промывании и сорокадневном воздействии пониженными температурами семена дали всхожесть 88 процентов.

Вероятно, ингибирующие вещества, находящиеся в семенах (по-видимому, в семенной кожуре), вымываются водой и разрушаются под действием пониженных температур.

Для уточнения вопроса, содержат ли семена живокости высокой ингибирующие вещества, был проведен опыт с проращиванием семян некоторых сельскохозяйственных культур (яровая пшеница, овес, ячмень, гречиха, горох, чечевица, горчица), увлажнение которых проводилось водопроводной водой (контроль) и водным экстрактом из семян живокости высокой. Экстракт получен путем настаивания семян живокости высокой в водопроводной воде в течение суток. Подсчет и измерение проростков и корешков опытных и контрольных семян проводили на пятые сутки. Оказалось, что семена всех культур в контроле начали прорастать раньше, тогда как опытные семена тех же культур, т. е. обработанные экстрактом семян живокости, прорастали медленнее и значительно отставали от контроля по длине проростков и корешков.

Эти наблюдения подтверждают предположение о наличии в семенах живокости высокой ингибирующих веществ, которые, вероятно, являются основной причиной, задерживающей прорастание семян. Действие этих ингибиторов, по-видимому, не специфично, т. к. они задерживают прорастание семян и других видов.

Башкирский государственный
университет,
Уфа

А. С. САХАРОВА, Н. А. ЯКУПОВ

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ ЧУБУШНИКА ВЕНЕЧНОГО

Высокие декоративные качества и зимостойкость чубушника в условиях Башкирской АССР, позволяют считать его одной из лучших пород для озеленения. Исключительно велика и незаменима роль семенного размножения чубушника при интродукции различных видов, при селекционной работе.

Ботаническим садом Института биологии Башгосуниверситета с 1958 г. изучается семенная продуктивность чубушника венечного, выясняются биологические особенности семенного размножения и разрабатываются мероприятия по регулированию роста и развития, направленные на ускоренное выращивание сеянцев.

Чубушник венечный (Philadelphus coronarius L.) родиной из Западной Европы известен в садоводстве под названием жасмина садового. Он хорошо растет в культуре, в наших условиях вполне зимостоек, интенсивно растет в первой половине лета до 20—30 июня, зацветает в первой половине июня и цветет 15—20 дней. Цветет и плодоносит ежегодно и обильно. Так, на одном 25-летнем кусте в аллейной посадке насчитывалось до 3 тысяч цветков, из которых образовались коробочки с семенами. Семена мелкие (до 7—8 тысяч штук в 1 г), отличаются исключительно высокой лабораторной всхожестью (до 92%), которая хорошо сохраняется в течение четырех лет при хранении в бумажных пакетах в комнатных условиях. При хранении семян в мешках в холодном помещении и в герметически закрытых бутылях в подвале, всхожесть сохраняется только два года, на третий год она резко снижается до 21—25%, а на четвертый теряется полностью (всхожесть семян оп-

ределялась на межобластной контрольной станции лесных семян в г. Уфе). При этом необходимо отметить, что по данным И. И. Корушева (1954), приведенным в среднем для РСФСР, семена чубушника венечного имеют низкую лабораторную всхожесть (до 35%) и сохраняют ее в течение одного года.

При изучении годичного морфофизиологического ритма (Сергеев, Сергеева, Мельников, 1961) чубушника венечного разных возрастов нами была выявлена биологическая особенность его однолетних сеянцев, выращенных из семян.

В отличие от чубушников старших возрастов и от однолетних сеянцев большинства других пород, произрастающих в саду, они имеют растянутый период роста в течение всего лета и не заканчивают его, а лишь прекращают с наступлением холодов. Ветки, срезанные и занесенные в комнатные условия, продолжают рост до 25 октября. С 26 октября по 25 ноября, всего лишь 31 день, длится период глубокого покоя и с 26 ноября начинается вынужденный покой. Совершенно иной годичный ритм имеют двухлетние и более взрослые растения чубушника. Они растут 55—65 дней, затем 52 дня длится период скрытого роста, 86—97 дней — период глубокого покоя и 185 дней — период вынужденного покоя (табл. 1).

Учитывая, что чубушник хорошо переносит пикировку всходов в течение всего лета, мы решили использовать выявленную биологическую особенность и продлить период вегетации однолетних сеянцев.

С этой целью в 1961—1965 гг. были проведены многочисленные опыты по срокам посева семян в ящики с последующей пикировкой 2—2,5-месячных всходов прямо в школьное отделение, минуя посевное. При этом были установлены оптимальные сроки посева и пикировки всходов.

Результаты наших опытов представлены в табл. 2 и на рис. 1.

Трехкратная подкормка раствором мочевины (40 г мочевины растворяется в 10 литрах воды и вносится из расчета 1 литра на 1 пог. метр) усиливает рост сеянцев на 4—8 см.

На основании полученных результатов нами разработан способ ускоренного выращивания чубушника,

Таблица 1

Годичный морфо-физиологический ритм чубушника венечного в 1965 г. в зависимости от возраста

Возраст к концу вегетационного периода 1965г.	Период роста		Период скрытого роста		Период глубокого покоя		Период вынужденного покоя	
	календарные сроки	продолжительность в дн.	календарные сроки	продолжительность в дн.	календарные сроки	продолжительность в дн.	календарные сроки	продолжительность в дн.
1 год	8.III—10.IX	187	11.IX—25.X	45	26.X —25.XI	31	26.XI—25.IV	156
2 года	6.V—10.VII	66	11.VII—31.VIII	52	1.IX —25.XI	86	26.XI—25.IV	156
25 лет	6.V—30.VI	56	1.VII—20.VIII	51	21.VIII—25.XI	97	26.XI—25.IV	156

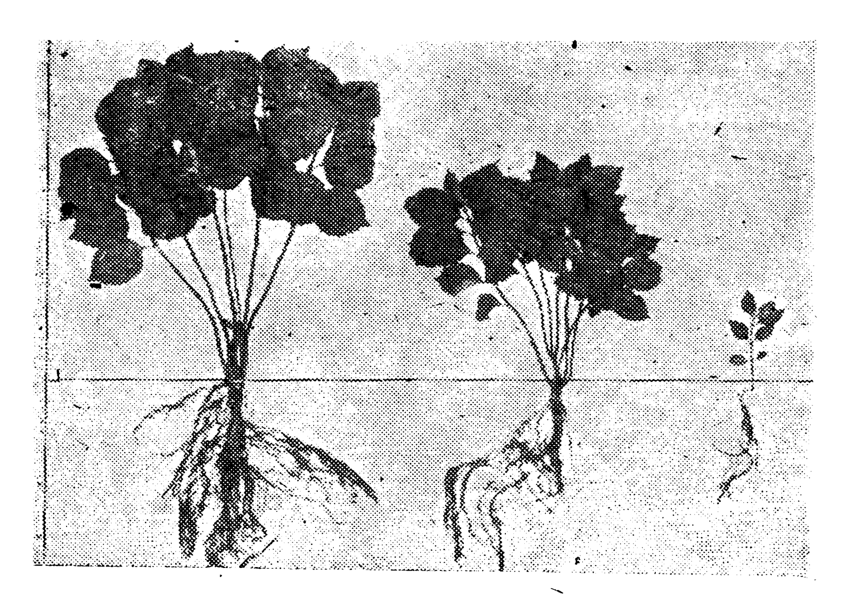


Рис. 1. Однолетние сеянцы чубушника венечного при различных сроках посева (слева направо): 1 марта, 1 апреля и 4 мая. (сфотографированы в октябре 1965 г.).

позволяющий сократить срок выращивания стандартных сеянцев до двух лет, вместо 3—4 лет, затрачиваемых при вегетативном размножении (зелеными черенками). Необходимо отметить, что семенное размножение чубушника в производственных условиях не применялось (до наших рекомендаций) в связи с тем, что очень мелкие семена его при посеве в грунт (у нас в основном суглинистые почвы) дают единичные всходы. Основным способом размножения чубушников в производственных условиях является зеленое черенкование. Однако отсутствие достаточного количества маточных кустов ограничивает возможности питомников, а следовательно, и внедрение в зеленое строительство этого замечательного декоративного кустарника.

Так, например, на питомнике треста зеленого строительства г. Уфы до 1963 г. ежегодно выращивалось не более 5—10 тыс. саженцев. И только с 1963 г. с применением семенного выращивания, рекомендуемым нами способом, это количество увеличено в 8—10 раз.

Таблица 2

Рост однолетних сеянцев чубушника венечного в 1965 году в зависимости от срока посева

Посев в ящики			Состояние всходов на день пикировки			Конец роста побегов	Продолжительность роста сеянцев в дн.	Высота сеянцев см. $M_{ср} \pm m$	Длина корня в см
дата посева	дата появления всходов	дата пикировки на место	высота в см $M_{ср} \pm m$	длина корня в см	число пар листьев				
1 марта	8 марта	10 июня	8,5±0,21	16	5	10 сентября	186	28,3±0,36	26
15 марта	23 марта	10 июня	6,0±0,23	9	4	10 сентября	171	22,0±0,20	24
1 апреля	8 апреля	10 июня	4,0±0,3	9	3	10 сентября	156	16,6±0,30	20,5
15 апреля	23 апреля	10 июня	2,2±0,42	7	3	10 сентября	141	14,0±0,42	18,0
4 мая	24 мая	1 июля	1,5±0,21	4	2	20 сентября	119	7,3±0,21	15,5

Техника проведения работ проста: в ящики, размером 40×50×15 см, насыпается просеянная смесь земли в соотношении 3 части дерновой, 2 части перегнойной и 1 часть песка. На выровненную и смоченную поверхность 1—15 марта высевают семена сплошным посевом по 2,5—3,0 г на 1 кв. м и присыпают их сверху тончайшим слоем просеянного толченного древесного угля или мелкими древесными опилками. До появления всходов ящики покрывают стеклом. Верхний слой земли должен поддерживаться все время во влажном состоянии. На 8—10-й день после посева появляются дружные густые всходы (до 3—4 тыс. штук в одном ящике), которые пикируют через 10—20 дней после их появления. Пикировку производят в такие же ящики, что и для посева на расстоянии 2×2 см.

В конце мая — начале июня, по миновании заморозков, 2—2,5-месячные всходы, имеющие к этому времени высоту 6—8 см, высаживают прямо в школу, минуя посевное отделение питомника. Размещение растений в школе зависит от ширины захвата культиватора, используемого при уходе. Нами применяется рядовая посадка с расстоянием в ряду 25—30 см, между рядами при ручной обработке — 50 см, при конной культивации — 80 см. Уход за растениями заключается в прополке и рыхлении междурядий и трехкратном внесении подкормок из раствора мочевины или NPK.

ЛИТЕРАТУРА

Корушев И. И. 1954. Сб. Озеленение городов, М. К. Х. РСФСР.

Сергеев Л. И., Сергеева К. А., Мельников В. К. 1961. Морфофизиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Уфа.

Башкирский государственный
университет,
Уфа

Р. И. РОГОВА

РАЗМНОЖЕНИЕ АСТРЫ КИТАЙСКОЙ РАЗЛИЧНЫМИ СПОСОБАМИ

Астры китайские (Callistephus chinensis Nees) считаются одними из лучших декоративных однолетних цветов. Неприхотливость, большое число групп и сортов этого растения дает цветоводам богатые возможности в использовании многообразия форм и красок.

В Ботаническом саду Института биологии Башгосуниверситета в течение 3 лет (1960—1962) изучалось влияние сроков посевов астр на рост, декоративные качества и семенную продуктивность. Разработка этих вопросов наиболее важна при освоении культуры астр. С этой целью проводились грунтовые посевы (весенние и подзимние), посевы в парниках и теплице. Испытывалось пять сортов: Красавица пурпуровая, Пеоновидная красная, Розово-белая, Красавица синяя и Красавица белая. Данные фенологических наблюдений за ростом и развитием различных сортов астр представлены в табл. 1, из которой видно, что раньше всего рост прекратился у астр, выращенных в теплице, затем в парниках и позже у астр грунтового посева.

Декоративные качества астр при разных сроках сева и способах выращивания не изменялись. Наблюдалась только большая разница в сроках начала зацветания, отсюда в продолжительности цветения. Например, у сорта Красавица пурпуровая при выращивании в теплице цветение началось 8 августа и продолжалось 62 дня, при выращивании в парниках цветение началось 11 августа и продолжалось 59 дней, при подзимнем посеве цветение началось 20 августа и продолжалось 50 дней, при весеннем — 27 августа и продолжалось 43 дня.

Таблица 1

Фенология развития сортов астры китайской при различных способах посева

Наименование сортов	Дата посева	Появление всходов	Начало цветения	Массовое цветение	Окончание роста	Конец цветения
1	2	3	4	5	6	7
Посев в теплице						
Красавица пурпуровая	1.IV	6.IV	8.VIII	15.VIII	26.VIII	10.X
Пионовидная огненно-красная	1.IV	6.IV	30.VII	10.VIII	19.VIII	10.X
Розово-белая	1.IV	6.IV	29.VII	4.VIII	26.VIII	10.X
Красавица синяя	1.IV	6.IV	8.VIII	15.VIII	26.VIII	10.X
Красавица белая	1.IV	6.IV	29.VII	8.VIII	2.IX	10.X
Посев в парники						
Красавица пурпуровая	15.IV	20.IV	11.VIII	20.VIII	17.IX	10.X
Пионовидная огненно-красная	15.IV	20.IV	8.VIII	17.VIII	9.IX	10.X
Розово-белая	15.IV	20.IV	1.VIII	10.VIII	2.IX	10.X
Красавица синяя	15.IV	20.IV	10.VIII	18.VIII	2.IX	10.X
Красавица белая	15.IV	20.IV	8.VIII	17.VIII	9.IX	10.X

Продолжение табл. 1.

1	2	3	4	5	6	7
В открытый грунт						
Красавица пурпуровая	30.IV	11.V	27.VIII	9.IX	24.IX	10.X
Пионовидная огненно-красная	30.IV	11.V	27.VIII	9.IX	17.IX	10.X
Розово-белая	30.IV	11.V	17.VIII	27.VIII	17.IX	10.X
Красавица синяя	30.IV	11.V	25.VIII	31.IX	24.IX	10.X
Красавица белая	30.IV	11.V	17.VIII	27.VIII	17.IX	10.X
Под зимний посев						
Красавица пурпуровая	25.X	8.V	20.VIII	25.VIII	24.IX	10.X
Пионовидная огненно-красная	25.X	8.V	19.VIII	22.VIII	17.IX	10.X
Розово-белая	25.X	8.V	13.VIII	20.VIII	17.IX	10.X
Красавица синяя	25.X	8.V	18.VIII	26.VIII	24.IX	10.X
Красавица белая	25.X	8.V	13.VIII	24.VIII	17.IX	10.X

При грунтовом посеве, из-за позднего цветения, семена астр не созревают. В течение ряда лет спелые семена были получены с единичных растений на соцветиях центральных побегов. При рассадном выращивании семена астр созревают ежегодно. В наших условиях созревание семян начинается в сентябре. Кроме соцветий центральных побегов, созревание семян наблюдалось в соцветиях на побегах I порядка и в некоторые годы — на побегах II порядка. Обычно, на одном растении насчитывается созревших корзинок от 4 до 6.

В табл. 2 приводятся данные по продуктивности семян.

Таблица 2

Продуктивность семян астры китайской

Название сортов	Число созревших корзинок (в шт.)	Число семян корзинок центрального побега (в шт.)	Абсолютный вес семян (в г)	Число семян с корзинок побегов I порядка (в шт.)	Абсолютный вес (в г)	Вес семян с одного растения (в г)
Красавица пурпуровая	6	315	1,78	255	1,7	2.71
Пионовидная красная	5	307	1,89	270	1,75	2,46
Красавица синяя	5	330	1,97	300	1,8	2.81
Красавица белая	6	465	2,22	368	1,97	4,6
Розово-белая	4	286	2,13	252	2,00	2,1

Для изучения влияния качества семян на последующее поколение, астры трех сортов (Уникум розовые, Болгарская и Лилипут) выращивались из семян, собранных с центральных соцветий и с соцветий I и II Порядков (табл. 3).

Опыты показали, что начало цветения, продолжительность цветения, время созревания семян не зависят от местоположения семян. При изучении декоративных качеств также большой разницы между растениями, выращенными из семян с разных соцветий, не установлено.

Но наиболее устойчивыми к заболеванию фузариозом оказались растения, выращенные из семян центральных соцветий. У сорта Болгарская, выращенного из семян с центральных соцветий, сохранилось 83,3% растений, а из семян с соцветий I порядка — 73% (табл. 4).

Таблица 3

Семенная продуктивность астры китайской в зависимости от качества семян

Название сортов	Варианты опыта	Число семян с центральных соцветий (в шт.)	Число семян с соцветий побегов I порядка (в шт.)	Число семян с соцветий побегов II порядка (в шт.)
Лилипут	Посев семенами с соцветий II порядка	205	185	80
Болгарская	Посев семенами с соцветий I порядка	335	221	0
	центральн. соцветий	408	273	0
Уникум	Посев семенами с соцветий I порядка	150	143	0
	центральн. соцветий	420	318	0

Таблица 4

Поражаемость астр фузариозом

Название сортов	Варианты опыта (происхождение семян)	Число высаженных растений	Число растений на 25 VII	Число сохранившихся растений	
			шт.	шт.	%
Лилипут	Центральн. соцвет.	48	0	0	0
	соцвет. I порядка	48	0	0	0
	соцвет. II порядка	48	46	37	77
Болгарская	Соцвет. I порядка	48	43	35	73
	центральн. соцвет.	48	43	40	83,3
Уникум	Соцвет. I порядка	48	35	26	54,1
	центральн. соцвет.	48	35	30	62,5

Таким образом, опыт размножения астры китайской различными способами показал, что наиболее перспективным с целью получения своих собственных семян в наших условиях является посев семян в первой половине апреля в ящики или парники.

Башкирский государственный
университет,
Уфа

ОГЛАВЛЕНИЕ

СЕМЕННОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ И ВОЗОБНОВЛЕНИЕ

ВОПРОСЫ БИОЛОГИИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ
ТОМ XXIII
ВЫПУСК 4

Ответственный редактор **Р. Е. Левина.**

Сдано в набор 20/VI 1968 г. Подписано к печати 22/X 1968 г.
Формат бум. 84×108 1/32. Объем 8 1/2 п. л., уч.-изд. 17 л.
ЗМ04867. Заказ 4416. Тираж 600 экз. Цена 1 руб. 9 коп.
г. Ульяновск, тип. облуправления по печати.

УЛЬЯНОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
имени И. Н. УЛЬЯНОВА

ИМЕЕТ В ПРОДАЖЕ КНИГИ:

I. ВОПРОСЫ БИОЛОГИИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ. УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ. ТОМ XX, ВЫП. 6. (Материалы I межвузовской Поволжской конференции). Саратов, Приволжское кн. изд., 1965. 199 стр., 76 коп.

Содержание

Семенное размножение и возобновление в фитоценозах

II. Р. Е. ЛЕВИНА. ПЛОДЫ. (Морфология, экология, практическое значение). Саратов, Приволжское кн. изд., 1967. 215 стр., 72 коп.

Оглавление

III. УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ. ТОМ XIX, ВЫП. 4. Материалы по природным ресурсам. Ульяновск, 1964, 209 стр. 65 коп.

Содержание

Заказы присылать по адресу: г. Ульяновск, ул. Ульянова, 2. Научная часть.

1 руб. 09 коп.